Die Buchen- und Fichtenmykorrhiza in verschiedenen Bodentypen, ihre Beeinflussung durch Mineraldünger sowie für die Mykorrhizabildung wichtige Faktoren.

Von
Dr. Franz H. MEYER

Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft
Reinbek

Inhalt.

		Seite
I.	Einleitung.	1
II.	Versuchsböden.	5
III.	Methodik.	7
IV.	Die Ausbildung der Mykorrhiza am natürlichen Standort.	11
V.	Die Mykorrhizafrequenz in den Topfkulturen.	
	a) Ungedüngte Kontrollen.	15
	b) Beeinflussung der Mykorrhizafrequenz durch Mineraldüngung.	21
VI.	Der Gehalt der Wurzeln an löslichen Kohlenhydraten.	31
VII.	Versuche zur Klärung des Einflusses der Mykorrhizapilze auf den Zuckerhaushalt der Wurzeln.	
	a) Das Verhalten der Wurzeln derselben Pflanze in verschiedenen Böden.	42
	b) Fütterungsversuche mit Glukose.	46
VIII.	Der Stärkegehalt der Wurzeln.	47
IX.	Diskussion.	54
Zusammenfassung.		65
Literatur.		69

I. Einleitung.

Die ektotrophe Mykorrhiza ist für das Gedeihen zahlreicher Waldbäume, insbesondere der Pinaceen, Betulaceen und Fagaceen von hervorragender Bedeutung, da die Mykorrhiza hier die Funktion eines Absorptionsorganes übernimmt. Bei den genannten Waldbäumen umkleidet nämlich ein dichtes Pilzgeflecht, der Pilzmantel, die zur Nährstoff- und Wasseraufnahme befähigten Wurzelendigungen, so daß diese gar nicht direkt mit dem Boden in Berührung stehen. Die vom Pilzmantel aus teilweise weit in den Boden streichenden Hyphen sowie die Fähigkeit der Pilze, auch schwerer lösliche Mineralien durch Säureausscheidung aufzuschließen, tragen wesentlich zur Förderung der Nährstoffabsorption bei. Die in bestimmten Fällen beobachtete Stimulierung des Baumwuchses durch die Mykorrhiza dürfte nach ROMELL (1939) sowie BJÖRKMAN (1956) darauf beruhen, daß der Baum zum Aufbau eines "Mykorrhizasystems" weniger Assimilate benötigt als zur Entwicklung eines entsprechend leistungsfähigen normalen Wurzelsystems.

Grundsätzlich lassen sich die Pinaceen, Betulaceen und Fagaceen aseptisch im Boden oder in einer geeigneten Nährlösung aufziehen. Sie sind also nicht unbedingt auf ihre Pilzpartner angewiesen. Unter natürlichen Bedingungen zeigte sich jedoch wiederholt, daß auf bestimmten Standorten, die längere Zeit waldfrei waren und daher nur inaktive oder keine Mykorrhizapilze enthalten, angepflanzte Bäume eine gehemmte Entwicklung aufweisen oder gar eingehen. So berichtet MELIN (1917) von frisch entwässerten Torfmooren, auf denen Kiefern- und Fichtensämlinge zunächst kümmerten, bis die nach der Trockenlegung allmählich einwandernden Mykorrhizapilze ihr Wachstum förderten. KESSELL (1927) beobachtete in Westaustralien Pinus radiata - Sämlinge mit gelben, kleinen Nadeln sowie solche von Pinus pinaster mit rötlich verfärbten Nadeln. Weder nach Beschattung, Bewässerung noch nach Düngung verschiedenster Art vermochten sich die Sämlinge zu erholen. Zum Erfolg führte jedoch das Hinzupflanzen einer gesunden Kiefer oder die Zufuhr von Boden aus einem gesunden Bestand. Beide Maßnahmen hatten eine Infektion der kranken Pflanzen mit Mykorrhizapilzen zur Folge. In tropischen Baumschulen entwickelt sich Pinus merkusii oft schlecht und die Nadeln werden gelbgrün. Nach Hinzusetzen einer älteren, gesunden Kiefer schreitet von dieser in radialer Richtung Ergrünen und Wuchsförderung der Sämlinge fort. Der Mykorrhizapilz breitet sich rasch von der gesunden Pflanze aus (ROELOFFS 1930).

Auch in Prärieböden kränkeln Baumsämlinge (WHITE 1941; McCOMB 1943; MIKOLA 1953). Nach HATCH (1936) gelingt hier die Anlage von Windschutzstreifen nur nach künstlicher Mykorrhizaimpfung mit Waldhumus. Die geimpften Kiefern (Pinus strobus) hatten im Vergleich zu den pilzfreien wesentlich mehr Nährstoffe aufgenommen, sie enthielten 86% mehr Stickstoff, 75% mehr Kalium und 234% mehr Phosphor. Für Aufforstungen im Bereich der alpinen Waldgrenze schlägt MOSER (1958) eine Impfung mit Reinkulturen von Mykorrhizapilzen vor.

In Waldgebieten dagegen enthält im allgemeinen der Boden Mykorrhizapilze in hinreichender Menge. Trotzdem lassen sich dort immer wieder quantitative Unterschiede der Wurzelverpilzung feststellen, so daß sich schon mit dem Beginn der näheren Erforschung der Mykorrhiza das Interesse auch jenen Faktoren zuwandte, die ausschlaggebend sind für die verschieden starke Wurzelverpilzung.

Nach FRANK (1892) entwickelt sich die Mykorrhiza besonders zahlreich in den oberen humusreichen Schichten des Waldbodens, im darunterliegenden Mineralboden nur schwach. STAHL (1900) meinte, die Mykorrhiza sei eine besondere Erscheinungsform nährstoffarmer Böden, weil dort der Konkurrenzkampf zwischen höherer Pflanze und Bodenmikroorganismen um die nötigen Nährsalze besonders heftig sei und die höhere Pflanze mit Hilfe des symbiontischen Pilzmycels die erforderlichen Nährstoffe leichter erlangen könne.

P.E. MÜLLER und WEISZ (1907) hingegen zeigten, daß sich bei einjährigen Buchen die Mykorrhizen besser auf Mullböden als auf dem nährstoffarmen Rohhumus bilden.

Eine entscheidende Voraussetzung für das Zustandekommen einer Mykorrhiza stellt nach MELIN (1925) die Aktivität der die Wurzeln angreifenden Pilze dar. Diese wird durch folgende Faktoren beeinflußt: a) Wasserstoffionenkonzentration des Substrates (optimal bei pH 5 oder etwas darunter), b) Nährstoffkapital des Bodens (Stickstoff in leicht zugänglicher Form als NH_3-, teilweise auch NO_3-Salz oder in organischer Bindung als Nukleinsäure und Pepton fördert die Mykorrhizapilze), c) Vorkommen von Hemmstoffen (diese nimmt MELIN besonders in älterem Rohhumus an). In verschiedenen schwedischen Rohhumusformen fand MELIN (1927) eine umso üppigere Mykorrhizaentwicklung, je intensiver die Stickstoffmobilisierung der betreffenden Rohhumusform war.

HATCH (1937) nähert sich mit seiner Mykorrhizatheorie wieder den Gedankengängen STAHLS. Bei Mangel an Stickstoff, Phosphor, Kalium oder Calcium im Boden konstituiert sich eine Mykorrhiza, wenn in der Pflanze eins oder mehrere dieser Elemente in zu geringer Menge auftreten. Nach HATCH entscheidet also der Zustand der höheren Pflanze, nämlich das sich dort einstellende Verhältnis der Nährstoffe zueinander, ob eine Mykorrhiza entsteht oder nicht. HATCH steht damit im Gegensatz zu MELIN, welcher der Aktivität der Mykorrhizapilze eine entscheidende Bedeutung beimißt.

Im Jahre 1942 unterzog BJÖRKMAN die bestehenden Theorien über die Mykorrhizabildung einer eingehenden Prüfung. Er stellte fest, daß Mangel an K oder Ca die Mykorrhizafrequenz[1)] nicht beeinträchtigt, ebensowenig Zugabe von K oder Ca, sofern dabei der pH-Wert des Substrates konstant gehalten wird. Den Elementen N und P dagegen kommt eine entscheidende Bedeutung bei der Entstehung einer Mykorrhiza zu. Sie wirken nach BJÖRKMAN nicht direkt, sondern beeinflussen den Gehalt der Wurzel an löslichen Kohlenhydraten und dadurch den Grad der Wurzelverpilzung.

Die Mykorrhizapilze sollen ihrer Wirtspflanze nämlich Zucker entnehmen, wofür sich bereits FRANK (1885) aussprach. MELIN (1925) konnte bei künstlicher Kultur von Mykorrhizapilzen gutes Wachstum nur auf Glukose als N-freie C-Quelle erzielen. Humusextrakte oder komplexere Kohlenhydrate wie Zellulose waren wertlos oder erbrachten nur sehr schwache Pilzentwicklung. Wie spätere Versuche lehrten (LINDEBERG 1948, 1955; NORKRANS 1950), können solche Basidiomyceten, die eine ektotrophe Mykorrhiza eingehen, die Zellulose oder das Lignin der Waldstreu nicht oder nur in geringem Umfange als C-Quelle ausnutzen, sie sind in ihrer Kohlenhydratversorgung vielmehr weitgehend auf ihre Wirtspflanze angewiesen. MELIN und NILSSON (1957) erbrachten schließlich mit Hilfe von C^{14} den Beweis, daß die Mykorrhizapilze tatsächlich von ihren Wirten Assimilate erhalten.

Nach BJÖRKMAN hemmt nun ein reichliches Angebot von Stickstoff oder Phosphor die Mykorrhizabildung dadurch, daß diese Elemente in der Pflanze die Eiweißsynthese fördern und so den Gehalt an löslichen Koh-

---

1) Die Mykorrhizafrequenz gibt die Menge der zu Mykorrhizen umgewandelten Wurzelspitzen an, ausgedrückt in Prozent sämtlicher Wurzelspitzen (BJÖRKMAN 1942).

lenhydraten in der Wurzel herabsetzen. In gleicher Richtung wirkt Lichtmangel, da mit ihm eine verminderte Assimilationsintensität einhergeht. Damit erfuhr das schon oft beobachtete Fehlen oder die nur schwache Entwicklung einer Mykorrhiza an Baumsämlingen bzw. -jungpflanzen im tiefen Waldesschatten eine Erklärung. BJÖRKMAN schreibt, "daß die Mykorrhizabildung geregelt wird durch den in den Baumwurzeln vorhandenen Überschuß an Energienahrung". Er faßt seine Theorie über die Mykorrhizabildung mit folgenden Worten zusammen: "Die Mykorrhiza entwickelt sich also optimal, wenn unter im übrigen günstigen Bedingungen (insbesondere genügendem Licht) ein starker (jedoch nicht völliger) Mangel entweder an löslichem Stickstoff oder an Phosphorsäure im Substrat herrscht". Diese Befunde wurden später von HARLEY und WAID (1955), WENGER (1955) sowie von HACSKAYLO und SNOW (1959) bestätigt.

Nach der BJÖRKMANschen Kohlenhydrattheorie spielt also der Zustand der Wirtspflanze eine hervorragende Rolle für das Zustandekommen der Mykorrhiza, nämlich der Gehalt ihrer Wurzeln an löslichen Kohlenhydraten, der wiederum durch die oben geschilderten äußeren Faktoren geregelt wird. Diese Theorie wirft verschiedene Fragen auf:

1.) Woher "weiß" der Mykorrhizapilz, bevor er eine Wurzel befällt, ob in ihr ein Überschuß an löslichen Kohlenhydraten herrscht (vgl. LEVISOHN 1946)? Denkbar wäre, daß mit dem erhöhten Gehalt der Wurzel an Kohlenhydraten auch die Exsudation von Stoffen zunimmt, die die Mykorrhizapilze stimulieren (vgl. MELIN 1959).

2.) Wird die Mykorrhizafrequenz nicht auch mitbestimmt durch die Vitalität des Mykorrhizapilzes? Da dieser, bevor er die Symbiose eingeht, frei im Boden lebt, sei es als Spore oder in Mycelform, wäre immerhin möglich, daß verschiedene Bodeneigenschaften und Rhizosphärenorganismen seine Aktivität und damit auch die Mykorrhizabildung beeinflussen (vgl. MELIN 1925).

Ferner kann eine Symbiose nur dann zustandekommen, wenn gewisse Stoffwechselvorgänge der beiden Partner zueinander passen. Wir dürfen nämlich nicht annehmen, daß die höhere Pflanze den Mykorrhizapilz freiwillig an ihrem Kohlenhydratüberschuß teilhaben läßt, um damit in den Besitz der ihr nur schwer zugänglichen Nährstoffe des Bodens zu gelangen; zu einer solchen Überlegung ist die Pflanze nicht fähig. Wie SCHAEDE (1948) schreibt, gibt es im Bereich der

pflanzlichen Symbiosen kein freiwilliges "Geben" sondern nur ein "Geben müssen". Dieses "Geben müssen" setzt aber voraus, daß der Mykorrhizapilz über die nötigen "Feinwerkzeuge" verfügt, um in den Stoffwechsel seiner Wirtspflanze einzugreifen, und das gleiche gilt auch für die Wirtspflanze.

Mit Untersuchungen zu diesem Problemkreis will die vorliegende Arbeit einen Beitrag leisten zu der immer wieder gestellten Frage, welche Faktoren die unterschiedliche Wurzelverpilzung in den einzelnen Bodentypen verursachen.

II. Versuchsböden.

Die Untersuchungen erfolgten an drei für die Forstwirtschaft bedeutungsvollen Bodentypen, nämlich:

1.) eutrophe Braunerde
2.) podsolige Braunerde
3.) Podsol.

Nähere Angaben über die Probeflächen enthält Tabelle 1.

Tab. 1. Lage und Böden der Probeflächen.

Lokalität	Bodentyp	Humusform	Untergrund
Heiligenwald im Vogelsberg 500 m über NN	eutrophe Braunerde	Mull	Basaltverwitterungslehm mit Lößbeimengung
Sachsenwald bei Hamburg	podsolige Braunerde	Moder	sandiger Geschiebelehm
Stelle bei Hamburg	mäßig entwickelter Eisenpodsol	Rohhumus	Moränensand

Auf allen drei Probeflächen wächst ein Buchenwald. Die Bodenvegetation der Versuchsflächen weist bedeutende Unterschiede auf: In der eutrophen Braunerde gedeihen anspruchsvolle Buchenwaldpflanzen wie Mercurialis perennis, Lamium galeobdolon, Elymus europaeus, Dentaria bulbifera, Bromus ramosus u.a.; in der podsoligen Braunerde kommen Athyrium filix femina, Viola silvatica, Poa nemoralis, Atrichum undu-

latum u.a. vor, während sich die Podsolfläche durch Carex pilulifera, Dicranum scoparium, Leucobryum glaucum u.a. auszeichnet. Bezüglich der näheren Kennzeichnung der Probeflächen sei auf eine frühere Arbeit verwiesen (MEYER 1959).

Von jedem der 3 Bodentypen wurden sowohl Bodenproben zur Kultur von Versuchspflanzen als auch Wurzelproben aus dem B-Horizont (aus etwa 60 cm Tiefe) und aus dem A-Horizont entnommen. Bei letzterem wurde das Material aus zwei Subhorizonten verwendet und zwar aus der Vermoderungsschicht (= F-Schicht oder fermentation layer), die die in Zersetzung begriffenen Buchenblätter enthält, sowie aus der Humusstoffschicht (= H-Schicht), in der das organische Material bereits soweit zersetzt ist, daß es sich größtenteils in einem amorphen Zustand befindet.

Tabelle 2 gibt Auskunft über die Beschaffenheit der verwendeten Böden. Die Wasserstoffionenkonzentration sinkt in den vergleichbaren Schichten vom Podsol zur eutrophen Braunerde. In letzterer liegt der pH-Wert aber keineswegs so hoch, daß er die Lebenstätigkeit der Mykorrhizapilze ungünstig beeinflussen könnte, denn diese zeigen in Reinkultur ihr optimales Wachstum nach MELIN (1925) und MODESS (1941) bei pH 5 oder etwas darunter. In gleicher Richtung wie der pH-Wert nimmt auch die Intensität der Nitrifikation zu, ferner der Gehalt an Phosphor sowie der Schluff- und Tonanteil.

Die mikrobielle Aktivität, als deren Maß der Sauerstoffverbrauch beim Abbau der organischen Substanz dienen kann, steigt vom Podsol über podsolige Braunerde zur eutrophen Braunerde (Tab. 2, Spalte 3, MEYER 1959, 1960). In der eutrophen Braunerde wird die jährlich anfallende Streu also mit großer Intensität zersetzt. Die Humusstoffe werden hier durch die Tätigkeit der Regenwürmer innig mit dem ton- und schluffreichen Mineralboden vermischt unter Bildung sehr beständiger Aggregate, so daß ein hohlraumreicher und gut durchlüfteter Boden entsteht. Die sauerstoffbedürftigen Mykorrhizapilze dürften hierdurch sicherlich eine Förderung ihrer Aktivität erfahren. Im Podsol erfolgt der Abbau der Streu nur zögernd, hier lagert auf dem feinsandreichen Mineralboden mit Einzelkornstruktur eine verhältnismäßig mächtige Humusdecke (vgl. Abb. 1).

Die Eigenschaften der Versuchsböden, insbesondere ihr Gehalt an Phosphor und aufnehmbarem Stickstoff lassen auf Grund der Theorien

über die Mykorrhizabildung von STAHL, HATCH und BJÖRKMAN im Podsol eine hohe Mykorrhizafrequenz erwarten und in der eutrophen Braunerde eine nur geringe.

Tab. 2. Einige chemische, physikalische und mikrobiologische Eigenschaften der Versuchsböden.

Bodentyp	eutrophe Braunerde			podsolige Braunerde			Podsol		
Schicht	F	H	(B)	F	H	(B)	F	H	B
pH H_2O	5,2	5,2	5,5	4,8	4,2	4,7	4,3	3,7	4,5
pH n KCl	4,6	4,2	4,8	4,2	3,4	4,3	3,6	2,9	4,2
organische Substanz (C× 1,72; in % des Trockengewichtes)	71,2	16,0	1,1	73,8	13,4	0,2	76,5	63,2	0,8
Humusatmung (in µl O_2/g organischer Substanz • h)	314	80	-	242	73	-	220	19	-
C / N	23,4	14,7	-	25,0	19,4	-	31,3	47,9	-
Nitrifikation (ppm mineral. N nach 6 Wochen)	-	251	30	-	102	11	-	79	9
P (in % des Trockengewichtes) 1)	0,178	0,258	0,133	0,128	0,069	0,057	0,090	0,011	0,005
% Grobsand	-	2,0	0,6	-	28,1	30,3	-	-	16,9
% Feinsand	-	38,3	37,9	-	49,4	46,2	-	-	66,5
% Schluff	-	34,0	26,5	-	12,6	15,2	-	-	14,2
% Ton	-	25,7	35,0	-	9,9	8,3	-	-	2,4

1) Perchlorsäureaufschluß.

III. Methodik.

Die Mykorrhizaverhältnisse in den 3 Probeflächen wurden einerseits im Gelände selbst untersucht, andererseits im Gewächshaus. Für die Gewächshausversuche kamen die Versuchsböden in Blumentöpfe von 18 cm Durchmesser. Um die mikrobiologischen Bedingungen der Versuchsböden, insbesondere auch ihre Struktur und Durchlüftung, möglichst weitgehend so zu belassen, wie sie in der Natur vorliegen, erfolgte keine

Vermischung mit Sand, wie sie BJÖRKMAN im Volumenverhältnis 2:1 vornahm.

Jeder Topf nahm 10 vorgekeimte Buchen oder Fichten auf. Im 3. Versuchsjahr wurden 9cm-Baumschultöpfe benutzt, die nur 1 oder 2 Buchen enthielten. Die Töpfe standen zu 3/4 in gewaschenem, feuchten Elbsand, um die Wasserverdunstung von den Seitenwänden der Töpfe herabzusetzen und so die Schwankungen des Wassergehaltes im Topfinneren zu mildern. Die Zufuhr von Gießwasser (reinstes Wasser aus einem Ionenaustauscher) geschah nach Bedarf. Die Töpfe erhielten nur soviel Wasser, daß das durch Transpiration und Evaporation entstandene Wasserdefizit ersetzt wurde. Auf diese Weise sollte vermieden werden, daß Wasser unten aus dem Topfe herausläuft und damit die Nährstoffkonzentration im Versuchsboden eine Veränderung erfährt. Mitscherlich-Gefäße erwiesen sich nach den Erfahrungen verschiedener Autoren (vgl. BJÖRKMAN 1942) für Mykorrhizaversuche als ungeeignet, offenbar wegen mangelnden Sauerstoffzutritts.

Das Gewächshaus wurde auf etwa 30% des Außenlichtes schattiert.

Folgende Düngungsreihen gelangten im ersten Jahr zum Ansatz:

1.) Kontrolle
2.) Calcium (insgesamt 1500 mg CaO pro Topf)
3.) Phosphor (insgesamt 400 mg P pro Topf als $Ca(H_2PO_4)_2$)
4.) Stickstoff (insgesamt 450 mg N pro Topf als NH_4NO_3)
5.) Stickstoff, Phosphor und Calcium (Mengen wie 2 - 4)

Die Düngermengen wurden den Töpfen nicht auf einmal verabreicht, sondern aufgelöst in Wasser wöchentlich einmal bis in den Juli hinein in kleinen Gaben, um so den ungünstigen Einfluß einer plötzlichen Erhöhung der Nährstoffkonzentration zu vermeiden. Die Zahl der Parallelserien betrug mindestens drei.

Um zu ermitteln, wie sich die im 1. Versuchsjahr gedüngten Pflanzen hinsichtlich ihrer Mykorrhiza weiterhin verhalten, blieben sie im 2. Jahr ungedüngt, während umgekehrt im 1. Jahr ungedüngte Pflanzen erst im 2. Jahr mit den oben angeführten Nährstoffen versorgt wurden. Damit sollte geklärt werden, ob die Mykorrhiza älterer Pflanzen auf den Düngungseingriff in gleicher Weise reagiert wie bei den sich entwickelnden jungen Sämlingen. Zwei der Parallelserien des 2. Versuchsjahres wurden im Freiland aufgestellt und dort ebenfalls auf etwa 30% des Tageslichtes schattiert.

Weitere darüber hinausgehende Versuche werden erst in späteren Abschnitten besprochen.

Die Ernte der Versuchspflanzen erfolgte im 1. und 2. Jahr von Ende September bis Anfang Oktober und im 3. Jahr von Anfang August bis Anfang September. Das am Wurzelwerk haftende Bodenmaterial wurde vorsichtig abgeschlämmt, um die zu Mykorrhizen umgewandelten Wurzelspitzen möglichst unversehrt zu erhalten. Unmittelbar nach ihrer Entnahme gelangten die Wurzeln zur Fixierung für 3 Tage in ein Gemisch aus destilliertem Wasser, 96%igem Alkohol, Formol und Eisessig im Verhältnis 40:20:6:1 und wurden dann in verdünntem Alkohol aufbewahrt.

Die Mykorrhizafrequenz wurde ermittelt durch Auszählen der verpilzten Kurzwurzelspitzen unter der Binokularlupe bei 16facher Vergrößerung. Für jedes Versuchsglied wurden im 1. und 3. Jahr 800 - 1600 Wurzelspitzen ausgezählt, im 2. Jahr erfolgte lediglich eine Schätzung der Mykorrhizafrequenz nach einer 9stufigen Skala. Dabei bedeuten:

0 = 0 - 9% Mykorrhiza
1 = 10 - 19% " "
2 = 20 - 29% " "
3 = 30 - 39% " " u.s.f.

Im 2. Versuchsjahr dürfte an dem inzwischen stark entwickelten Wurzelsystem auch die Auszählung einer kleineren Repräsentativprobe keine zuverlässigeren Resultate liefern als die Schätzungsmethode nach obiger Skala, denn die einzelnen Partien des Topfballens zeigten, wie auch an dem geringer entwickelten Wurzelsystem im Vorjahr, einen recht unterschiedlichen Mykorrhizabesatz. Die oberen Teile des Ballens sowie die an der Peripherie gelegenen waren stärker verpilzt als die Wurzeln im Inneren des Ballens. Dieser Befund weist auf die wichtige Rolle der Sauerstoffzufuhr für das Zustandekommen der Symbiose hin.

Die nicht zu echten Mykorrhizen umgewandelten Wurzelpartien besitzen, von der Vermoderungsschicht abgesehen, nur selten gut entwickelte Wurzelhaare. Diese sind meistens reduziert oder ganz verschwunden, und triviale Bodenpilze von meist parasitischer Natur, die nicht zur Bildung einer echten Mykorrhiza befähigt sind, haben die Wurzelzellen befallen. Derart infizierte Wurzeln heißen Pseudomykorrhizen, sie besitzen weder einen Pilzmantel noch ein Hartig-

sches Netz. Nach dem Vorschlag von BJÖRKMAN (1942) werden alle nicht zu echten Mykorrhizen umgebildeten Wurzelspitzen bei der Auszählung als Pseudomykorrhizen bewertet.

Die Klassifikation der Mykorrhizen basiert auf den Angaben von MELIN (1927). Danach bedeutet der Typ A eine wohlentwickelte Mykorrhiza mit weißen, grauen oder braunen Farbtönen, Typ B ein Anfangsstadium der Mykorrhizaentwicklung, bei dem nur die Wurzelspitze trommelschlägerartig angeschwollen ist, und Typ D enthält die schwarzen Mykorrhizen. Darüber hinaus fand auch das System von DOMINIK (1959) Berücksichtigung, welches als Einteilungsprinzip in erster Linie die Struktur des Pilzmantels heranzieht.

Zur Färbung der Mykorrhiza erwies sich nach zahlreichen Vorversuchen eine Abwandlung der inversen Tinktion nach NĚMEC (1906) als sehr geeignet, weil hierbei nicht nur die Pilzhyphen gut angefärbt werden, sondern auch die für die Beurteilung des Kohlenhydraternährungszustandes der Wurzeln wichtige Stärke. Die mittels Eiweißglycerin auf dem Objektträger haftenden Mikrotomschnitte wurden durch die Alkoholreihe in eine 2%ige wässerige Tanninlösung gebracht, wo sie 40 Minuten verblieben. Nach kurzem Abspülen gelangten sie anschließend für 30 Minuten in eine 1%ige wässerige Gentianaviolettlösung. Die Differenzierung erfolgte in der aufsteigenden Alkoholreihe.

Der Bestimmung löslicher Kohlenhydrate ging folgende Behandlung der Versuchspflanzen voraus:
1. Trocknen, 2. Zermahlen in einer Pulvermühle, 3. dreistündiges Extrahieren mit Wasser auf dem siedenden Wasserbad, weiteres Auslaugen über Nacht (Thymolzusatz zur Unterdrückung des Wachstums von Mikroorganismen). Im Verlaufe der Untersuchungen stellte sich jedoch heraus, daß der Gehalt an löslichen Kohlenhydraten während des Trocknens zunehmen kann, und zwar bis über 30% des ursprünglichen Wertes. Offenbar bleiben beim Trocknungsprozeß die Amylasen zunächst noch relativ stärker wirksam. Daher erfuhr im 3. Versuchsjahr die Vorbehandlung zur Zuckerbestimmung folgende Abwandlung: Ein Teil des gesäuberten, zerschnittenen und gewogenen frischen Versuchsmaterials kam zur Abtötung sofort in siedenden 80%igen Alkohol, ein anderer Teil diente der Bestimmung des Wassergehaltes, damit die Analysendaten später auf Trokkengewicht bezogen werden können. Zur Ausfällung störender reduzierender Substanzen, insbesondere der in der Wurzel reichlich vorkommenden Gerbstoffe, diente das folgende auf Grund verschiedener Vorversuche

ausgewählte Verfahren (vgl. ROSENTHALER 1928; BELOSERSKI und PROSKURJAKOW 1956): 20 ml des verdünnten Extraktes wurden mit 4 ml einer Suspension eines $CuCO_3$-Niederschlages versetzt, der vorher aus einer 0,2 n $CuSO_4$- und einer 0,2 n Na_2CO_3-Lösung frisch bereitet worden war. Probeanalysen mit Tanninzusatz ergaben eine quantitative Entfernung dieses Stoffes mit dem oben genannten Fällungsmittel.

Zur Invertierung des Rohrzuckers wurden 3 ml des Filtrates mit 1 ml 0,1 n HCl versetzt, in einem Reagenzglas im siedenden Wasserbad drei Minuten erhitzt und anschließend neutralisiert durch langsames Zufügen von 1 ml 0,1 n NaOH. Das weitere Analysenverfahren beruht auf den Angaben von NELSON (1944) (zitiert in PAECH und TRACEY 1955), nach denen zunächst eine modifizierte Fehlingsche Lösung zugesetzt wird und der entstandene CuO-Niederschlag dann aus Arsenmolybdat Molybdänblau erzeugt, welches im Zeiß-Spektralphotometer bei 750 mμ kolorimetriert wird (2 cm-Küvette). Auf diese Weise gelingt in 3 ml des Extraktes der Nachweis von 30 - 300γ Glukose bzw. von Substanzen, deren Reduktionswert 30 - 300γ Glukose entspricht. Unter dem Gehalt an löslichen Kohlenhydraten wird in vorliegender Arbeit der nach der geschilderten Methode ermittelte Reduktionswert verstanden, ausgedrückt in γGlukose. Dieses Verfahren birgt zwar einige Unsicherheiten, weil u.U. störende reduzierende Substanzen der Ausfällung entgehen und dadurch einen zu hohen Wert an löslichen Kohlenhydraten vortäuschen; eine quantitative papierchromatographische Bestimmung der löslichen Zucker war bei der Vielzahl der auszuführenden Analysen aber praktisch nicht durchführbar.

IV. Die Ausbildung der Mykorrhiza am natürlichen Standort.

Die oberen 3 cm der Waldstreu werden von den Bäumen nicht oder kaum durchwurzelt, weil hier das Substrat in Trockenperioden sehr rasch austrocknen kann und damit den Mykorrhizen ungünstige Entwicklungsmöglichkeiten bietet. Etwa 3 cm unterhalb der Oberfläche des Fallaubes treten die ersten Mykorrhizen auf. In den darunter anschließenden Schichten, also in der mittleren bzw. unteren Vermoderungsschicht (vgl. Abb. 1), finden die Mykorrhizen optimale Bedingungen. Hier entwickeln sie sich in allen untersuchten Bodentypen am kräftigsten, und die Pilzmäntel erreichen hier ihre größten Dimensionen. Aber auch in der Humusstoffschicht sowie im B-Horizont kommen Mykorrhizen in großer Anzahl vor.

Im Rohhumus, wo die Vermoderungsschicht wegen des verzögerten Streuabbaus eine größere Mächtigkeit als im Mull besitzt, fallen die gut

ausgebildeten Mykorrhizen besonders auf. Dieser Eindruck wird verstärkt durch die unterschiedliche Wurzelausbreitung in den einzelnen Bodentypen. Während in der eutrophen Braunerde der bis in tiefere Schichten verhältnismäßig gut durchlüftete Boden gleichmäßig durchwurzelt ist, bieten im Podsol der Bleichhorizont (A_e) und die Humusstoffschicht den Baumwurzeln äußerst ungünstige Bedingungen, und diese zeigen daher die Tendenz zur oberflächennahen Ausbreitung (vgl. MEYER 1959, 1960). In der mittleren Vermoderungsschicht des Podsols entwickeln sich alljährlich viele kräftige Mykorrhizen, in der Humusstoffschicht dagegen nur wenige, hier erscheint sogar ein beträchtlicher Teil der Wurzeln abgestorben, und Cenococcum graniforme (Abb. 2) tritt als häufiger Mykorrhizapartner auf (Dn-Mykorrhiza nach MELIN 1927, Ga-Mykorrhiza nach DOMINIK 1959). Dieser Pilz ist offenbar auch befähigt, die absterbenden Mykorrhizen und Pseudomykorrhizen zu befallen und zu zersetzen. So enthält die Humusstoffschicht zahlreiche im Abbau begriffene, innen weiß gefärbte Wurzeln, an denen sich Cenococcum graniforme entwickelt hat. Ebenso wie das Mycel (Abb. 3) treten auch die Sklerotien dieses Pilzes hier zahlreich auf, und zwar umso häufiger, je schlechter der Rohhumus ist. Cenococcum graniforme gehört nach LIHNELL (1942) wahrscheinlich zu den Ascomyceten. Ein weiterer für den Rohhumus, besonders seine Vermoderungsschicht, charakteristischer Mykorrhizapilz ist Corticium croceum mit seinen gelblichen Hyphen (Ad-Mykorrhiza nach DOMINIK 1961).

Im Mull finden wir in der Vermoderungsschicht lediglich in ihrem unteren Teil, dort, wo sie sich mit der Humusstoffschicht zu vermischen beginnt, kräftige, aber nur wenige Mykorrhizen. Hier erfolgt die Zersetzung des Bestandesabfalles derart rasch, daß er kaum 2 Jahre in Förna[1] und Vermoderungsschicht verbleibt und diese Schichten daher wenig durchwurzelt werden können.

Die Mykorrhizen konzentrieren sich in dieser Humusform auf die gut durchlüftete Humusstoffschicht mit ihrer noch hohen mikrobiellen Aktivität (vgl. Tab. 2, Spalte 3). Sie werden hier im allgemeinen größer als in der Humusstoffschicht des Rohhumus und erlangen teilweise sogar ähnliche Dimensionen wie in der Vermoderungsschicht.

Aus den Untersuchungen der Mykorrhizen im Freiland geht hervor, daß diese sich umso üppiger entwickeln, je größer in dem betreffenden Sub-

---

1) Förna = unzersetzte Waldstreu (auch L-Schicht genannt).

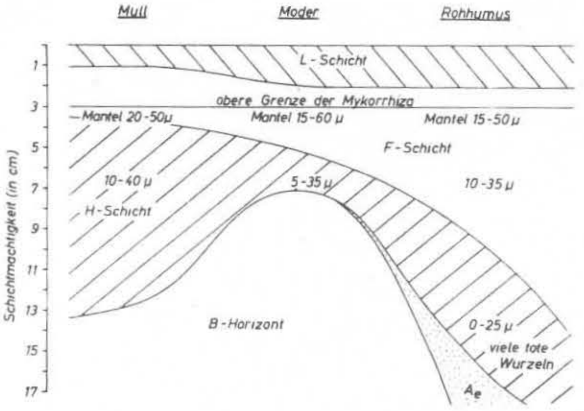


Abb. 1. Mächtigkeit der Schichten des A-Horizontes in der eutrophen und podsoligen Braunerde sowie im Podsol und die Stärke des Pilzmantels der Mykorrhizen. L-Schicht (engl.: litter) = noch unzersetzte Streu, F-Schicht = Vermoderungsschicht, H-Schicht = Humusstoffschicht, A_e = Bleichhorizont.

strat die mikrobielle Aktivität, d.h. die Humusatmung, ist. Sie erreicht ihre höchsten Werte in der Vermoderungsschicht (Tab. 2), wo wir auch die meisten und kräftigsten Mykorrhizen finden, besonders im Rohhumus und Moder. In der Humusstoffschicht mit ihrer geringeren Zersetzungsrate ist die Mykorrhizaausbildung im allgemeinen auch weniger gut. Hier werden im Mull und Moder kräftigere Mykorrhizen angelegt als in der entsprechenden Schicht des Rohhumus, wo die Bodenatmung etwa nur 1/4 des Wertes der beiden anderen Humusformen erreicht. Ausnahmen treten zwar wiederholt auf, die Tendenz zeigt sich jedoch deutlich.

Der unterschiedliche Mykorrhizabesatz in der F-Schicht wirft die Frage auf, ob das Substrat der Vermoderungsschicht des Rohhumus den Mykorrhizen wirklich bessere Bedingungen bietet als das des Mulls oder ob diese nur durch die Ansammlung der sich langsam zersetzenden Streu im Rohhumus vorgetäuscht werden. Die im folgenden Abschnitt zu schildernden Gewächshausversuche sollen diese Frage einer Klärung näher bringen. An dieser Stelle kann aber schon gesagt werden, daß die Ansicht, der Rohhumus insgesamt sei günstig für die Mykorrhizaentwick-

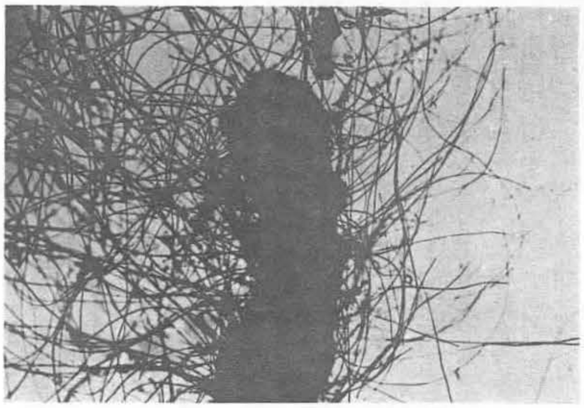


Abb. 2. Eine von dem Pilz Cenococcum graniforme gebildete Mykorrhiza. Die schwarzbraunen Hyphen strahlen weit in den Boden hinaus. Vergr. 80

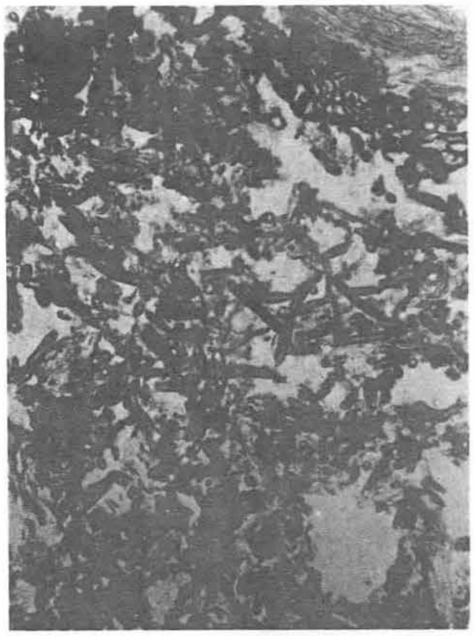


Abb. 3. Dünnschliff der Humusstoffschicht des Podsols. Die organische Substanz dieser Schicht besteht zu einem beträchtlichen Teil aus Mycel von Cenococcum graniforme und dessen Abbauprodukten. Oben rechts die Reste einer Cenococcum graniforme-Mykorrhiza. Vergr. 430

lung, eine zu weitgehende Verallgemeinerung darstellt. Für die mächtig entwickelte Vermoderungsschicht besteht eine derartige Meinung zwar zu Recht, aber keineswegs für die Humusstoffschicht, wo die Bedingungen für die Neubildung von Mykorrhizen äußerst ungünstig sind.

In vorliegender Arbeit wird mit KUBIËNA (1953) unter Rohhumus die gesamte Schichtenfolge des A-Horizontes verstanden mit stark entwickelter Förna und Vermoderungsschicht sowie schwach ausgebildeter Humusstoffschicht, wie sie für den Podsol charakteristisch ist. Faßt man dagegen als Rohhumus die erst wenig zersetzten organischen Reste auf, die sich in einem noch "rohen" Zustande befinden und daher dem Material der Förna und Vermoderungsschicht entsprechen, so könnte mit gutem Recht von einer reichlichen Mykorrhizaentwicklung im "Rohhumus" gesprochen werden.

Andererseits kann der Mull nicht durchweg als eine Humusform mit nur wenigen Mykorrhizen gelten. Diese Humusform besitzt nämlich in ihrem Vorkommen eine weite Spanne (vgl. KUBIËNA 1953) zwischen der Mullrendsina auf Kalkgestein mit einer für manche Mykorrhizapilze ungünstigen Reaktion und dem Mullgley, wo zeitweiliger Sauerstoffmangel die Pilze in ihrer Aktivität hemmen kann. Ferner weisen die auf eutropher Braunerde stockenden Wälder oft einen stärkeren Kronenschluß auf als die der Podsolgebiete. Der Unterwuchs der ersteren erhält daher weniger Licht. Wird in solchen lichtarmen Beständen nur der Unterwuchs oder gar die Bodenflora zur Beurteilung der Mykorrhizaverhältnisse herangezogen, so entsteht u.U. ein falsches Bild, denn nach BJÖRKMAN (1942) hemmt Lichtmangel die Ausbildung der Mykorrhiza. Auch DOMINIK et al. (1954) beobachteten in Pflanzengesellschaften der Tatra, daß verschiedene Kräuter im Waldesschatten weniger mykotroph waren als außerhalb des Waldes.

V. Die Mykorrhizafrequenz in den Topfkulturen.

a) Ungedüngte Kontrollen.

Die in einem Topfe wachsenden 10 Buchenpflanzen wiesen eine unterschiedliche Stoffproduktion auf und damit parallel gehend auch verschiedene Mykorrhizafrequenzen. Letztere lagen umso niedriger, je schlechter das Wachstum der Versuchspflanzen war (Tab. 3).

Diese Unterschiede dürften auf eine Beschattung der kleineren Pflanzen durch die kräftigeren zurückzuführen sein, so daß die schwächer belichteten einen geringeren Assimilatüberschuß aufweisen (BJÖRKMAN 1942).

Mit dem Rückgang der A- und B-Mykorrhiza erhöhte sich gleichzeitig der Anteil der Dn-Mykorrhiza, die durch Cenococcum graniforme hervorgerufen wird. Dieser Pilz benötigt nämlich nach den Untersuchungen von MIKOLA (1948) und KELLER (1952) Zucker nicht in entsprechendem Maße wie andere Mykorrhizapilze.

Tab. 3. Beziehungen zwischen Sproßstärke und Mykorrhizafrequenz (Humusstoffschicht der eutrophen Braunerde, Pflanzen eines Topfes).

Ø an der Basis des Sprosses mm	A- + B- Mykorrhizen %	D_n Mykorrhizen %	Pseudo-Mykorrhizen %
2,1	40	8	52
2,9	42	8	50
3,2	47	8	45
3,8	48	7	45
3,9	48	6	46
4,3	54	6	40
4,5	54	6	40
4,5	61	4	35
4,9	67	4	29
5,6	77	3	20

Auf Grund der in Tab. 3 dargestellten Erkenntnisse wurden zu allen folgenden Auswertungen nur die jeweils 2 kräftigsten Pflanzen eines Topfes herangezogen.

Wie aus Abbildung 4 (S. 18) hervorgeht, wurden in der Vermoderungsschicht nur verhältnismäßig wenig Mykorrhizen angelegt, besonders bei der Fichte. Lediglich in der eutrophen Braunerde zeichneten sich die Buchen durch einen reicheren Mykorrhizabesatz aus. Diese im Gewächshaus gewonnenen Ergebnisse stehen genau im Gegensatz zu denen des Freilandes, denn dort fanden wir in der Vermoderungsschicht des Podsols und Moders sehr kräftige Mykorrhizen in großer Menge und in der des Mulls nur wenige. Das reichliche Auftreten der Mykorrhiza in der F-Schicht der eutrophen Braunerde bei den Topfkulturen beweist uns, daß in diesem Substrat an sich keineswegs schlechte Bedingungen für das Zustandekommen einer Symbiose vorliegen. Am Standort selbst bleibt aber diese Schicht wegen der raschen Streuzersetzung relativ dünn, so daß

sie daher nur wenige Wurzeln enthält.

Weshalb entwickelten sich nun bei den Gewächshausversuchen die Symbiosen in der Vermoderungsschicht der podsoligen Braunerde und des Podsols nur in einer so geringen Zahl? MELIN (1946) fand, daß die Streu von Buche, Kiefer und anderen Arten wasserlösliche Substanzen enthält, die das Wachstum von Mykorrhizapilzen hemmen. Nach den Untersuchungen von BENDZ (1956) an Ahornblättern dürfte die Hemmwirkung zum Teil auf der Anwesenheit von Gallussäure beruhen. Offenbar wurden derartige Substanzen unter den Gewächshausbedingungen wirksam, da das Begießen, um die Nährstoffkonzentrationen in den Töpfen nicht zu verändern, so reguliert wurde, daß kein Wasser unten aus dem Topf herauslief. Hierbei können die Pilzhemmstoffe zwar aus der Blattsubstanz ausgelaugt, aber nicht fortgespült werden, wie es unter natürlichen Bedingungen meistens der Fall sein dürfte. Für eine Hemmung der Pilze bei vorliegendem Versuch sprechen auch die in der Vermoderungsschicht noch zahlreich angelegten Wurzelhaare, die in den anderen Schichten nur selten vorkommen. Die Bildung der Wurzelhaare wird, wie bereits in Abschnitt III angedeutet, im allgemeinen unterbunden, wenn sich eine echte Mykorrhiza entwickelt und Pilzhyphen die Funktion der Wurzelhaare übernehmen oder wenn triviale Bodenpilze die Wurzel infizieren und eine Pseudomykorrhiza entsteht. In den mit Material aus der F-Schicht der eutrophen Braunerde beschickten Töpfen, in denen sowohl Buche wie Fichte die höchste Mykorrhizafrequenz zeigten, wurden derartige Hemmstoffe vielleicht an Tonkolloide adsorbiert und dadurch unwirksam, denn am Standort läßt sich diese Schicht nie ohne einen gewissen Mineralanteil entnehmen, der infolge der intensiveren tierischen Tätigkeit aus dem Unterboden hierher verfrachtet wurde. Andererseits wäre auch denkbar, daß das Fallaub der in der eutrophen Braunerde gewachsenen Buchen die antibiotische Substanz in geringerer Konzentration enthält.

In der Humusstoffschicht legen die Buchen und Fichten, wie Abbildung 4 veranschaulicht, in den Braunerden mehr A- und B-Mykorrhizen an als im Podsol. Im Mull wird eine Frequenz von 72% (Buche) bzw. 86% (Fichte) erreicht, im Moder 57% bzw. 45% und im Rohhumus 39% bzw. 31%. Auch wenn die dunkle D-Mykorrhiza (meistens Cenococcum graniforme) hinzu gezählt wird, enthält der Mull mit 76% bzw. 90% immer noch mehr Mykorrhizen als der Rohhumus (65% bzw. 50%). Ferner werden die Mykorrhizen im Mull im allgemeinen kräftiger und besitzen einen dickeren Mantel als in der Humusstoffschicht des Podsols (vgl. Abb. 1).

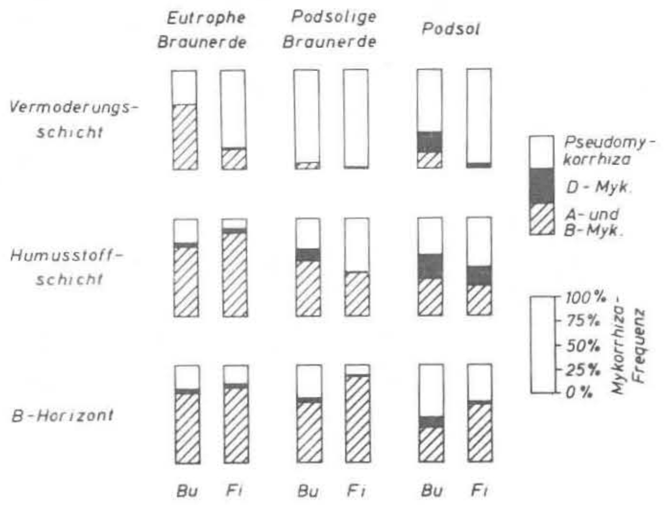


Abb. 4. Die Mykorrhizafrequenz in den einzelnen Versuchsböden im Gewächshaus. Bu = Buche, Fi = Fichte.

Das relativ zahlreiche Auftreten einer Mykorrhiza im B-Horizont (Abb. 4) steht völlig im Einklang mit der heute herrschenden Auffassung, nach der auch in praktisch reinem Mineralboden Mykorrhizen angelegt werden (vgl. SIRÉN und BERGMAN 1951; WERLICH und LYR 1957). Ebenso wie in der H-Schicht nimmt hier die Mykorrhizafrequenz von der eutrophen Braunerde zum Podsol ab. Vielleicht besteht im B-Horizont auch ein Zusammenhang zwischen der Mykorrhizafrequenz und dem unterschiedlichen Tonanteil (vgl. Tab. 2, Spalte 7), denn HATCH (1937) stellte fest, daß die Mykorrhiza durch einen hohen Kolloidgehalt im Boden gefördert wird. Der höhere Kolloidanteil kann zu einer stabileren Krümelstruktur des Bodens und somit zu einer besseren Durchlüftung beitragen, wodurch die sauerstoffbedürftigen Pilze in ihrer Aktivität eine Förderung erfahren dürften. Daneben könnte ein höherer Kolloidanteil auch eine stärkere Adsorption von Hemmstoffen bewirken.

Im B-Horizont sind die Mäntel im Vergleich zur F- und H-Schicht oft nur schwach entwickelt oder fehlen gar völlig, besonders bei der Fichte (vgl. Abb. 5 und 6). Ferner gelangen in den äußeren Rindenzellen reichlich Gerbstoffe zur Ablagerung, und zwar in erster Linie im Podsol, so daß die Wurzeln dort wesentlich dunkler erscheinen als in der eutrophen Braunerde. Über entsprechende Beobachtungen an Konife-

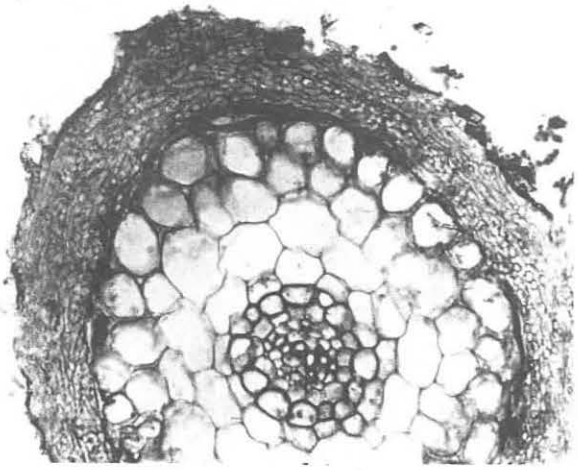


Abb. 5. Querschnitt einer jungen Buchenmykorrhiza aus der H-Schicht der podsoligen Braunerde. Von dem etwa 30—40 μ starken filzig-geflochtenen Pilzmantel dringen einzelne Hyphen zwischen die äußersten Rindenzellen vor und bilden das Hartigsche Netz. Vergr. 430

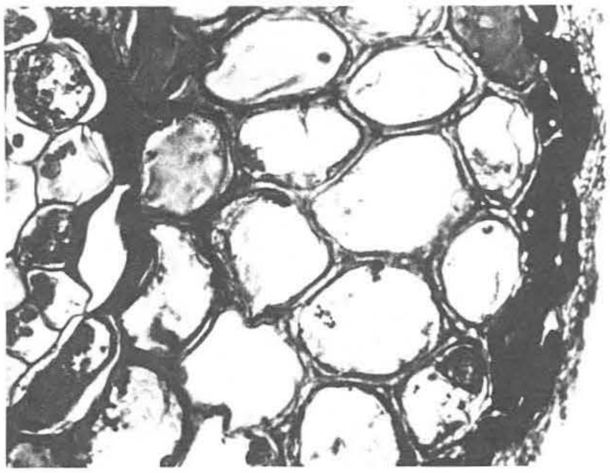


Abb. 6. Querschnitt einer Fichtenmykorrhiza aus dem B-Horizont des Podsols. Der Pilzmantel ist nur schwach entwickelt, die äußeren Rindenzellen enthalten Gerbstoff, der Zentralzylinder (im linken Bildteil) Stärke. Das Hartigsche Netz reicht weit in die Rinde hinein. Vergr. 670

ren berichten auch REXHAUSEN (1920) und BERGEMANN (1955). Im B-Horizont der eutrophen Braunerde kommen ebenso wie in ihrer H-Schicht weiße Mykorrhizen häufiger vor als in den entsprechenden Schichten des Podsols. Die im B-Horizont oft schwächere Entwicklung des Pilzmantels sowie das relativ stärker hervortretende Hartigsche Netz weisen darauf hin, daß sich hier das symbiontische Verhältnis der beiden Symbiosepartner stärker zugunsten des Pilzes verschoben hat, d.h., der Pilz beansprucht seinen Wirt stärker als im A-Horizont. Offenbar ist der Mykorrhizapilz in dem humusarmen oder praktisch humusfreien B-Horizont mehr auf seine Wirtspflanze angewiesen und entfaltet ihr gegenüber einen stärkeren Parasitismus als im A-Horizont. Diese Auffassung erfährt eine Unterstützung durch die Erntegewichte der Versuchspflanzen, die im B-Horizont umso höher liegen, je weniger die Wurzeln verpilzt sind (vgl. dazu Tab. 4 und Abb. 4).

Tab. 4. Trockengewicht der Buchenpflanzen (Wurzel und Sproß in Gramm) in den ungedüngten Kontrollen.

	eutrophe Braunerde	podsolige Braunerde	Podsol
F-Schicht	4,16	3,68	3,34
H-Schicht	4,11	3,16	1,35
B-Horizont	1,75	1,76	1,91

Die geringere Stoffproduktion im B-Horizont der eutrophen Braunerde kann nicht durch Nährstoffmangel oder schlechtere Durchlüftung erklärt werden, denn beide Faktoren gestalten sich hier optimal (vgl. Tab. 2), sondern sie dürfte vielmehr eine Folge der relativ stärkeren Beanspruchung der Wirtspflanze durch die Mykorrhizapilze sein. Hierauf weisen auch die durchgeführten Zuckeranalysen hin (Abschn. VI). Im A-Horizont dagegen scheinen (von der Humusstoffschicht des Podsols abgesehen) die symbiontischen Beziehungen voll ausgewogen zu sein.

Im 2. Versuchsjahr zeigte die Mykorrhizafrequenz in den jeweiligen Versuchsböden gegenüber dem Vorjahr meistens keine wesentlichen Änderungen (Tab. 5). Etwas zurückgegangen ist sie in der Humusstoffschicht des Podsols; in der F-Schicht des Podsols und der podsoligen Braunerde hat sie aber deutlich zugenommen. Hier sind die vermuteten Hemmstoffe (vgl. weiter oben) offenbar durch die Tätigkeit der Mikroorganismen

inzwischen teilweise inaktiviert worden.

Tab. 5. Mykorrhizafrequenz der ungedüngten Kontrollen (Buche) im 2. Versuchsjahr. (Definition der Frequenzklassen auf S. 9).

Schicht \ Bodentyp	eutrophe Braunerde	podsolige Braunerde	Podsol
F-Schicht	6	3	4
H-Schicht	7	6	4
B-Horizont	7	7	5

Zusammenfassend läßt sich über die Ausbildung der Mykorrhiza in den ungedüngten Böden folgendes sagen: In allen biologisch jeweils vergleichbaren Bodenschichten fällt die Mykorrhizafrequenz von der eutrophen Braunerde über podsolige Braunerde zum Podsol. Sie zeigt damit eine deutliche Parallele zur mikrobiellen Aktivität (Tab. 2). Der Podsol stellt also innerhalb der untersuchten Bodentypen das ungünstigste Substrat für die Mykorrhizaentwicklung dar. Wenn dennoch im Freiland in seiner Vermoderungsschicht die Mykorrhizen besonders auffallen, so dürfte dieses weniger daran liegen, daß der Podsol als solcher den Mykorrhizen geeignete Lebensbedingungen bietet, als vielmehr an der infolge verzögerten Streuabbaues größeren Mächtigkeit der Vermoderungsschicht, die den Mykorrhizen ja in allen Bodentypen eine gute Entwicklung erlaubt, in der eutrophen und podsoligen Braunerde wegen des raschen Streuabbaus aber eine nur geringe Ausdehnung erreicht.

b) Beeinflussung der Mykorrhizafrequenz durch die Mineraldüngung.

1.) Erstes Versuchsjahr.

Der natürliche N- und P-Gehalt der Versuchsböden fällt gleichmäßig von der eutrophen Braunerde über podsolige Braunerde zum Podsol hin ab (Tab. 2). Das Verhältnis der beiden Nährstoffe zueinander ist in allen 3 Bodentypen annähernd ausbalanciert, d.h. mit einem hohen N-Gehalt geht auch ein solcher an P einher und umgekehrt. Entsprechend den Mykorrhizatheorien von HATCH und BJÖRKMAN (vgl. Abschn. I) müßte Zufuhr eines dieser Elemente also zu einer Reduktion der Mykorrhizafrequenz führen. Dieses konnte bei den Düngungsversuchen auch beobachtet werden. Jedoch reagierten die Pflanzen in den einzelnen Bodentypen

recht unterschiedlich auf den Düngungseingriff. In der podsoligen Braunerde und im Podsol wurde die Mykorrhiza durch Zufuhr von Nährstoffen wesentlich stärker beeinflußt als in der an sich schon nährstoffreichen eutrophen Braunerde (Abb. 7). Hierbei muß aber auf folgendes hingewiesen werden: Alle Böden erhielten die gleichen Nährsalzgaben; dieses bedeutet, daß im Verhältnis zu den im Boden vorhandenen Nährstoffen der Podsol eine stärkere Düngung erfuhr als die podsolige und eutrophe Braunerde. Die Mykorrhiza dürfte also mehr geschont werden, wenn die Düngermengen in einem angemessenen Verhältnis zu den im Boden vorhandenen Nährstoffen stehen. Daraus erhebt sich für die forstliche Praxis die Forderung, auf armen Böden den Nährstoffgehalt nicht in einem Arbeitsgang auf ein bestimmtes "Soll" zu bringen, sondern mit weniger großen Düngermengen auf einmal zu operieren, dafür aber eventuell häufiger, oder aber schwerer lösliche, nur langsam wirkende Dünger anzuwenden, wie sie neuerdings auch für den Stickstoff zur Verfügung stehen.

Im einzelnen erbrachten die Düngungsversuche folgende Änderungen der Mykorrhizafrequenz (Abb. 7): Kalkung beeinflußt im Vergleich zu anderen Düngungsmaßnahmen die Mykorrhizafrequenz nur wenig. Bei der Buche tritt meistens ein geringer Rückgang ein und zwar deutlicher in den Braunerden als im Podsol. Bei der Fichte erfährt die Mykorrhiza im Podsol durch Kalkung teilweise sogar eine Förderung, während sie in der eutrophen Braunerde zurückgedrängt wird, im B-Horizont um mehr als die Hälfte. Eine Überkalkung dürfte in der eutrophen Braunerde aber kaum die Abnahme der Mykorrhizafrequenz verursacht haben, denn die pH-Werte (n KCl) lagen nach der Kalkung noch unter 6. Immerhin wurden hier durch die Kalkung, sei es direkt oder indirekt, die Mykorrhizapilze in ihrer Vitalität offenbar etwas geschwächt.

Stickstoff- und Phosphorgaben drängten die Wurzelverpilzung der Testpflanzen besonders in der Vermoderungs- und Humusstoffschicht der podsoligen Braunerde und des Podsols beträchtlich zurück. In der eutrophen Braunerde dagegen zeigten sich keine größeren Veränderungen, lediglich an der Fichte ließ die Intensität der Mykorrhizabildung in der mit P gedüngten Humusstoffschicht deutlich nach. Im B-Horizont aller drei Bodentypen beeinflußten N- und P-Gaben die Mykorrhiza weniger deutlich als im A-Horizont.

N-P-Ca-Düngung unterdrückt die Mykorrhiza in der Vermoderungsschicht aller Bodentypen fast vollständig, ebenso in der Humusstoff-

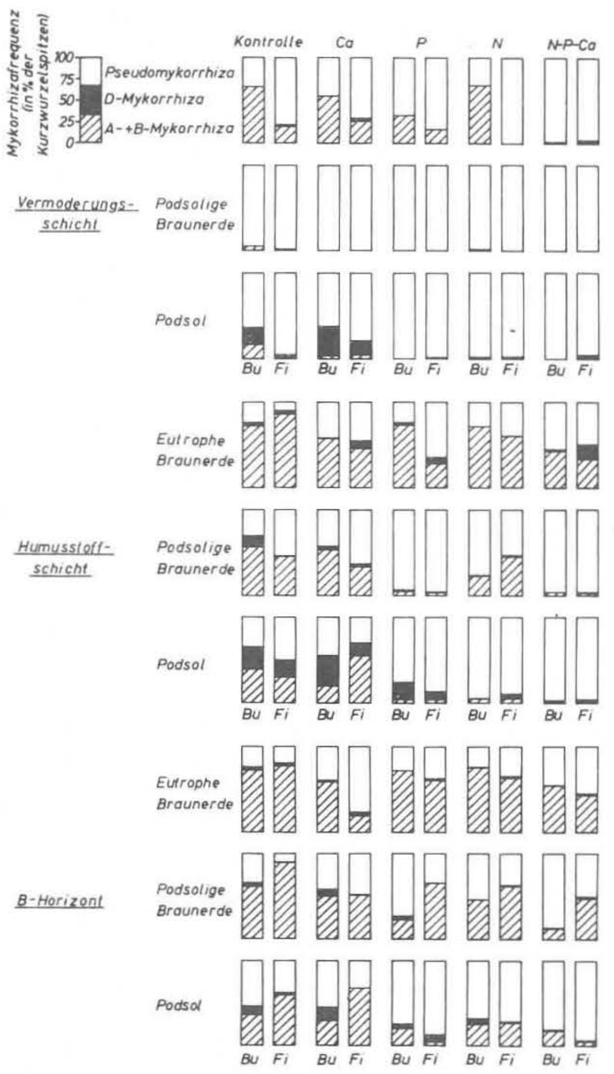


Abb. 7. Veränderungen der Mykorrhizafrequenz in den einzelnen Bodentypen und -schichten unter dem Einfluß der Mineraldüngung.

schicht der podsoligen Braunerde und des Podsols. In der H-Schicht der eutrophen Braunerde tritt die Mykorrhiza auch nach N-P-Ca-Düngung noch in beträchtlicher Menge auf. Ebenfalls im B-Horizont aller Bodentypen erwies sich die Symbiose beständiger als in den anderen Bodenschichten.

Cenococcum graniforme (Dn-Mykorrhiza) wird durch die Düngung nicht in dem gleichen Maße zurückgedrängt wie die A- und B-Mykorrhiza, ja oft nimmt sein Anteil sogar noch zu, besonders im Podsol (siehe Abb. 7). Daraus geht hervor, daß diese Art nicht in derselben Weise auf eine Verschlechterung der für die Mykorrhizabildung entscheidenden Faktoren reagiert wie die übrigen Mykorrhizapilze (vgl. auch Tab. 3). Die Fähigkeit von Cenococcum graniforme, auch dann noch eine Symbiose einzugehen, wenn andere Pilze infolge ungünstiger Bedingungen dazu nicht mehr in der Lage sind, dürfte sein reichliches Vorkommen in der Humusstoffschicht des Podsols erklären (vgl. Abschn. IV). Cenococcum graniforme ist in seiner Verbreitung aber durchaus nicht auf den Podsol beschränkt, sondern tritt auch in den Braunerden auf (Abb. 7). Hier vermag es sich aber, offenbar infolge der Konkurrenz der anspruchsvolleren Mykorrhizapilze, nicht so üppig zu entfalten.

Überschauen wir den Einfluß der Mineraldüngung auf die Jungpflanzen in den verschiedenen Bodentypen, so ergibt sich folgendes Bild: In der podsoligen Braunerde und im Podsol nimmt in Übereinstimmung mit der Kohlenhydrattheorie die Wurzelverpilzung nach Nährstoffzufuhr deutlich ab, weniger ausgeprägt tritt dieses in der eutrophen Braunerde hervor. Hier erscheint die Symbiose derart stabil, daß die durchgeführten Maßnahmen sie nicht oder nur wenig beeinträchtigen konnten, wie auch Abb. 8 veranschaulicht, die die Mykorrhizafrequenzen und Entwicklung der Buchenpflanzen in den Humusstoffschichten darstellt. Die Beständigkeit der Mykorrhiza im Mull nach der Düngung beruht entweder auf einer hohen Aktivität der angreifenden Pilzmycelien oder auf einer Schwächung der Abwehrkraft der höheren Pflanze. Letzteres dürfte kaum der Fall sein, denn, wie aus Abb. 8 hervorgeht, entwickelten sich die Buchenpflanzen nach Nährstoffzufuhr stets üppiger als in den Kontrollen. Wir müssen also annehmen, daß in dem mikrobiell sehr tätigen Mull die Mykorrhizapilze auch nach Düngung noch eine so hohe Aktivität besitzen, daß eine ausgewogene Symbiose entsteht.

Abb. 8 enthält ferner Angaben über die relative Wurzellänge (Wurzellänge/cm^2 Blattfläche). Diese läßt sich im Rohhumus ebenso wie die Mykorrhiza wesentlich leichter zurückdrängen als im Moder oder Mull, worauf in Abschnitt IX noch näher einzugehen ist. Die mögliche Bedeutung

der relativen Wurzellänge und des Mykorrhizabesatzes für die Krankheitsbereitschaft der höheren Pflanze wurde in einer früheren Arbeit diskutiert (MEYER 1961).

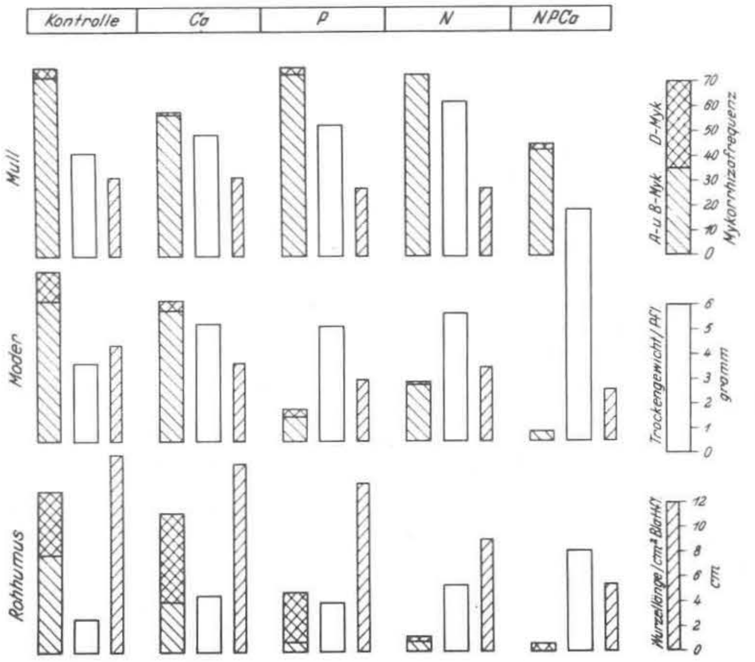


Abb. 8. Die durch Mineraldüngung hervorgerufenen Abwandlungen der Mykorrhizafrequenzen, der Erntegewichte sowie der relativen Wurzellängen in der Humusstoffschicht der einzelnen Bodentypen.

2.) Zweites Versuchsjahr.

Das 2. Versuchsjahr sollte u.a. der Klärung folgender Fragen dienen:

1. Kann sich nach dem Einstellen der Düngung die Mykorrhiza wieder regenerieren?
2. Wie verhält sich eine bereits angelegte Mykorrhiza gegenüber der Düngung?

Um das erstgenannte Problem einer Lösung näher zu bringen, erhielt ein Teil der Versuchspflanzen im 1. Jahr die in Abschnitt III angeführten Düngermengen und blieb in der 2. Vegetationsperiode ungedüngt.

Die Ergebnisse dieser Versuche zeigen in Tabelle 6 jeweils die Spalten a. Für einen Vergleich der dort angeführten Werte mit der Mykorrhizafrequenz des Vorjahres sei auf Abb. 7 verwiesen.

Nach Kalkung und besonders ausgeprägt nach Phosphordüngung erholt sich die Mykorrhiza im folgenden Jahr auffallend gut, und die Mykorrhizafrequenz nähert sich der der Kontrollen, teilweise erreicht sie diese sogar. Nach dem Aufhören der Stickstoff- und N-P-Ca-Düngung nimmt zwar die Intensität der Wurzelverpilzung in der Humusstoffschicht auch oft zu, jedoch nicht so deutlich wie bei den mit Phosphor versetzten Pflanzen. Im B-Horizont zeigt sich dagegen noch kein Anstieg, ja in einigen Fällen sogar ein Rückgang der Wurzelverpilzung gegenüber dem Vorjahr.

Tab. 6. Mykorrhizafrequenz der Buchen im zweiten Versuchsjahr. a nur während der ersten Vegetationsperiode gedüngt, b im ersten Jahr unbehandelt, im zweiten gedüngt. (Definition der Frequenzklassen auf S. 9).

Schicht	Bodentyp	Kontrolle	Ca		P		N		N-P-Ca	
			a	b	a	b	a	b	a	b
F-Schicht	eutr.Braunerde	6	6	6	4	4	2	3	0	1
	pods.Braunerde	3	3	2	0	0	0	0	*	0
	Podsol	4	6	7	4	3	0	3	0	1
H-Schicht	eutr.Braunerde	7	6	7	7	7	6	6	3	4
	pods.Braunerde	6	4	4	5	4	5	3	2	3
	Podsol	4	5	5	3	4	3	2	0	1
B-Horizont	eutr.Braunerde	7	7	7	6	7	5	8	6	8
	pods.Braunerde	7	5	7	5	6	4	3	1	2
	Podsol	5	4	5	5	2	2	2	0	2

* Pflanzen durch Wurzelfraß geschädigt.

Diese Ergebnisse zeigen, daß sich nach dem Einstellen der Nährstoffzufuhr die Mykorrhizen am Wurzelneuzuwachs teils verhältnismäßig rasch wieder einfinden können, so besonders nach P-Düngung, teils aber die ungünstige Wirkung der Düngung auf die Mykorrhiza noch anhält, so in den mit N und N-P-Ca gedüngten Proben. Im letzteren Fall muß wohl allein die N-Komponente der ungünstig wirkende Faktor sein, denn sowohl

nach Ca als auch nach P-Gaben hat sich die Mykorrhiza wieder mehr oder weniger deutlich erholt.

Um nun zu verfolgen, welche Veränderungen in der Mykorrhizafrequenz eintreten, wenn ältere, bereits mit Mykorrhizen versehene Pflanzen gedüngt werden (Frage 2), erhielt ein Teil der Versuchspflanzen im ersten Jahr keinen Dünger und wurde erst in der zweiten Vegetationsperiode mit zusätzlichen Nährstoffgaben versorgt und zwar in gleicher Menge wie die Pflanzen im Jahre zuvor.

Im ersten Versuchsjahr erfolgte die Düngung ja mehr oder weniger gleichzeitig mit dem Wurzelwachstum der jungen Pflanzen, so daß sich eine Mykorrhiza gemäß der BJÖRKMANschen Kohlenhydrattheorie unter Umständen gar nicht erst manifestieren konnte. Weist das Wurzelsystem aber bereits einen höheren Mykorrhizabesatz auf, so werden die neu angelegten Seitenwurzeln verhältnismäßig leicht in den Einflußbereich des Pilzpartners geraten; denn die im Perizykel entstehenden Seitenwurzeln werden, sobald sie aus dem Rindengewebe der Wurzeln hervorwachsen, vom Pilzmantel umhüllt, sofern ein solcher an der betreffenden Stelle vorhanden ist. Dabei wird der Pilzmantel zunächst etwas emporgewölbt, er hält in seinem Wachstum aber mit dem der Seitenwurzeln Schritt, und schließlich siedelt sich der Mykorrhizapilz auch zwischen den Rindenzellen der neuen Wurzeln an unter Bildung eines Hartigschen Netzes. Auf Grund dieser Tatsachen kann in einem verpilzten Wurzelsystem ein Großteil der neuangelegten Seitenwurzeln sich des Pilzpartners nicht entledigen.

Die höhere Pflanze könnte den Mykorrhizapilz aber auf folgende Weise abschütteln: 1.) durch Peridermbildung, die das infizierte Rindengewebe von der übrigen Wurzel isoliert (vgl. dazu Abschn. XIII). 2.) durch ein rasches Wachstum neu angelegter Wurzeln, so daß der Pilzmantel der Wurzelspitze nicht zu folgen vermag, sie durchbricht dann den Pilzmantel. Dieses dürfte eintreten, wenn der Mykorrhizapilz durch seine Wuchsstoffausscheidungen das Wurzelwachstum nicht mehr genügend hemmen kann (vgl. SLANKIS 1948, 1951 und Seite 36).

Die Spalten b in Tab. 6 zeigen die Ergebnisse der Düngungsversuche an zweijährigen Buchen.

In der Humusstoffschicht bewirkte die Düngung auch während der 2.Vegetationsperiode einen Rückgang der Mykorrhizafrequenz. Jedoch zeigte die Wurzelverpilzung in der podsoligen Braunerde und im Podsol eine grö-

ßere Stabilität als bei den im Jahr zuvor gedüngten Pflanzen und nähert sich damit den Verhältnissen in der eutrophen Braunerde. Diese Beobachtung deutet darauf hin, daß einmal angelegte Mykorrhizen verhältnismäßig beständig sind und sich weniger leicht zurückdrängen lassen, als die Neuanlage von Mykorrhizen verhindert werden kann. Allerdings bleibt hierbei zu berücksichtigen, daß der Wirkungsgrad der verabreichten Nährstoffe im zweiten Jahre wegen der inzwischen stark zugenommenen pflanzlichen Substanz geringer war.

Auch im B-Horizont erwies sich die bereits bestehende Mykorrhiza als relativ schwer verdrängbar, besonders in der eutrophen Braunerde.

Für die Vermoderungsschicht können bezüglich der am Beginn dieses Abschnittes gestellten Fragen keine eindeutigen Aussagen gemacht werden, weil hier die Mykorrhizafrequenz in gleicher Weise wie bei den unbehandelten Kontrollen häufig zugenommen hat (vgl. S. 20). Als Ursache hierfür kommt vielleicht ebenso wie bei den ungedüngten Proben das Nachlassen einer Hemmstoffwirkung in Betracht. Allerdings bleibt in der podsoligen Braunerde nach Phosphor-, Stickstoff- und N-P-Ca-Düngung die Vermoderungsschicht immer noch fast frei von Mykorrhizen.

Wie aus den durchgeführten Versuchen hervorgeht, können sich die an den Keimlingen durch Düngung zahlenmäßig reduzierten Mykorrhizen in der Humusstoffschicht und im B-Horizont verhältnismäßig leicht wieder regenerieren, sobald die Voraussetzungen dafür günstig sind. Phosphor scheint diesen Prozeß zu fördern, Stickstoff ihn jedoch zu hemmen. Im Gegensatz zu den Verhältnissen bei den jungen Keimpflanzen, wo die Mykorrhizabildung durch N- und P-Gaben mehr oder weniger stark unterbunden werden konnte, läßt sich eine einmal bestehende Wurzelverpilzung weniger leicht einschränken, wenn sich die äußeren Bedingungen in einer für die Mykorrhizabildung ungünstigen Richtung ändern. Auf welche Weise sich der Mykorrhizabesatz der höheren Pflanze vermindert, wird in den folgenden Absätzen dargestellt.

Die während der 2. Vegetationsperiode gedüngten Buchen zeigten bei der Untersuchung ihrer Wurzelsysteme, daß der Längenzuwachs in erster Linie an den distalen nur wenig infizierten Langwurzeln erfolgt war. Blieb den veränderten Verhältnissen entsprechend die Wurzelverpilzung am Neuzuwachs gering, so resultiert ein Wurzelsystem, an dem sich die Mykorrhizen in den zentralen älteren Partien konzentrieren.

Darüber hinaus ließ sich des öfteren feststellen, daß eine vorher in

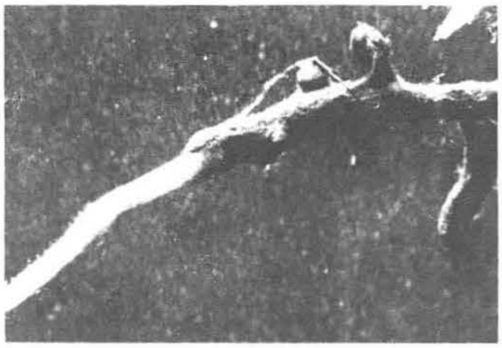


Abb. 9. Eine Wurzel hat den Pilzmantel durchbrochen und wächst zur Langwurzel (im Bilde hell) aus. Vergr. 30.

ihrem Längenwachstum durch den Pilzmantel gehemmte Mykorrhiza diesen durchbrochen hatte und zu einer Langwurzel ausgewachsen war (Abb. 9), wie es auch HARLEY (1959) für die Buche beschreibt. Die Düngung hatte die Aktivität des Mykorrhizapilzes offenbar erniedrigt bzw. die höhere Pflanze gegenüber ihrem Pilzpartner derart gefördert, daß sie seinen Mantel zu durchstoßen und sich so in ihrem Neuzuwachs seiner zu entledigen vermochte. An den letzten Verzweigungen der durch den Hyphenmantel hindurchgewachsenen Wurzeln entstand allerdings in einigen Fällen erneut eine Mykorrhiza. Diese Beobachtung weist darauf hin, daß der Entwicklungszustand der Wurzel eine gewisse Rolle beim Entstehen einer Mykorrhiza spielt, worauf in Abschnitt IX noch näher eingegangen wird. Im Stadium des raschen Wachstums kann u.U. die Mykorrhizakonstituierung ausbleiben, und erst nach dem Aufhören der schnellen Längenzunahme stellen sich die Mykorrhizen ein. Durchstoßen des Pilzmantels tritt auch im Freiland wiederholt auf, und zwar zu Zeiten des stärksten Wurzelwachstums im Frühjahr und Herbst (vgl. LOBANOW 1960).

Neben dem Durchwachsen des Pilzmantels vermag die Pflanze auch kleinere Wurzelpartien abzustoßen, die dann schrumpfen und absterben. An ihrem dunkel verfärbten Inneren sind sie leicht zu erkennen. Nach MELIN (1923), RAYNER (1934) sowie WERLICH und LYR (1957) besitzen die Mykorrhizen eine Lebensdauer von nur einem Jahr, ein geringer Teil lebt zwei Jahre. Bei den vorliegenden Versuchen waren von den im Vorjahr angelegten Mykorrhizen aber maximal nur ein Viertel abgestorben. Bei den Buchenjungpflanzen müssen die meisten Mykorrhizen also länger als ein Jahr lebenstüchtig bleiben. Diese Beobachtung stimmt überein

mit den Angaben von LOBANOW (1960), wonach an Jungpflanzen von Kiefer und Eiche die Mykorrhizen einige Jahre am Leben bleiben. Vielleicht sterben die Mykorrhizen erwachsener Bäume frühzeitiger ab als die der Jungpflanzen.

Häufiger zu beobachten als das Absterben ganzer Mykorrhizen war das Abstoßen des Pilzmantels und der infizierten primären Rinde infolge einer offenbar altersbedingten Veränderung der Endodermis. Diese erfährt nämlich mit zunehmendem Alter eine vermehrte Suberineinlagerung, so daß der Stofftransport in die Rinde eingeschränkt oder gar unterbunden wird und diese allmählich zugrunde geht, wie in Abschnitt VIII noch näher ausgeführt wird. Derartige Veränderungen an Endodermis und Rinde treten oft schon äußerlich in Erscheinung durch die geschrumpfte Rinde und den dann häufig glanzloseren und scheckig verfärbten Pilzmantel. Der Zentralzylinder bleibt dabei noch intakt, und aus dem Perizykel können neue Seitenwurzeln entspringen, auch die Wurzelspitze kann ihr Wachstum wieder aufnehmen.

Die Abwandlungen des Mykorrhizabesatzes nach Düngung stimmen sowohl für den Podsol als auch für die podsolige Braunerde mit der BJÖRKMANschen Kohlenhydrattheorie überein, nach der, wie bereits eingangs erläutert, N- und P-Gaben den Kohlenhydratspiegel in der Wurzel und damit die Mykorrhizafrequenz herabsetzen. Die Resultate der Düngungsversuche im Mull lassen sich jedoch teilweise nicht in Einklang mit dieser Theorie bringen. Ebenso steht auch die hohe Mykorrhizafrequenz in den Kontrollen der eutrophen Braunerde im Widerspruch zu der Theorie, denn die eutrophe Braunerde leidet nicht unter N- oder P-Mangel, sondern ist mit diesen Nährstoffen optimal versorgt. Immerhin könnten bestimmte Eigenschaften der in der eutrophen Braunerde kultivierten Pflanzen vermuten lassen, daß hier die Wurzeln besonders gut mit löslichen Kohlenhydraten versorgt sind. In diesem Bodentyp entwickeln die Pflanzen nämlich ein kräftiges Blattwerk und ein im Vergleich dazu sowohl längenals auch gewichtsmäßig schwächeres Wurzelsystem als in der podsoligen Braunerde und im Podsol (vgl. Abb. 8). Da ein gleich großes Blattwerk in der eutrophen Braunerde also weniger Wurzeln zu "versorgen" hat als in den anderen Bodentypen, wäre für erstere auch ein höherer Gehalt an löslichen Kohlenhydraten denkbar, sofern mit gleicher Blattfläche auch eine gleiche Assimilationsleistung einhergeht und der Assimilatüberschuß den Zuckerspiegel der Wurzel positiv beeinflußt und nicht sogleich zum Aufbau pflanzlicher Substanz verwendet wird. Um zu prüfen, ob mit

der gesteigerten Mykorrhizafrequenz in der eutrophen Braunerde wirklich eine höhere Konzentration an löslichen Kohlenhydraten einhergeht, wurden die Buchenpflanzen des 2. Versuchsjahres auf ihren Gehalt an löslichen Kohlenhydraten analysiert. Über die Ergebnisse dieser Untersuchungen berichtet der nächste Abschnitt.

VI. Der Gehalt der Wurzeln an löslichen Kohlenhydraten.

Wie bereits in Abschnitt III erwähnt, wurde die Hälfte der Versuchspflanzen im zweiten Jahre ins Freiland gesetzt und dort unter annähernd gleicher Lichtintensität kultiviert wie die im Gewächshaus verbliebenen Pflanzen. Zunächst sollen die Ergebnisse der Zuckeranalysen von den im Freiland gehaltenen Buchen besprochen werden (siehe Abb. 10). An diesen Pflanzen ergab sich eine positive mittelstarke Korrelation zwischen ihrer Mykorrhizafrequenz und dem Gehalt ihrer Wurzeln an löslichen Kohlenhydraten ($r = 0{,}65$). In dieser Hinsicht liegt also eine Übereinstimmung mit der Kohlenhydrattheorie vor, d.h. je höher der Gehalt der Wurzeln an löslichen Kohlenhydraten, desto größer ist die Mykorrhizafrequenz. Auch die in der eutrophen Braunerde gewachsenen Pflanzen unterliegen also dieser Tendenz, ihre reichliche Wurzelverpilzung steht im übrigen ja im Gegensatz zur Kohlenhydrattheorie. Der N- und P-Überschuß in diesem Boden bzw. die Zufuhr von diesen Elementen vermochte demnach die Menge der verfügbaren Kohlenhydrate nicht derart zu reduzieren, daß die Mykorrhizafrequenz abnahm.

Vergleichen wir innerhalb einer Mykorrhizafrequenzklasse die Zuckergehalte der Wurzeln aus der F- und H-Schicht mit denen aus dem B-Horizont, so ergibt sich für letztere oft ein geringerer Gehalt an löslichen Kohlenhydraten als für erstere. In Abb. 10 liegen für den B-Horizont 18 Werte unter der Regressionsgeraden mit einem Abstand von insgesamt 10,52 Meßeinheiten und nur 9 Werte mit einem Gesamtabstand von 3,11 Meßeinheiten darüber. Entsprechende Verhältnisse ergaben sich auch an den im Gewächshaus kultivierten Pflanzen. Hier befinden sich 21 Werte (9,41 Meßeinheiten) unter der Regressionsgeraden und nur 6 (2,76 Meßeinheiten) darüber (siehe Abb. 11). Auf Grund der Anatomie der Mykorrhizen und der Erntegewichte der Pflanzen des B-Horizontes (vgl. Abb. 6 und Tab. 4) lassen sich die verhältnismäßig geringen Kohlenhydratmengen in den Wurzeln des B-Horizontes folgendermaßen erklären: Die Mykorrhizapilze sind im B-Horizont hinsichtlich ihrer Energieversorgung fast vollständig auf ihren Wirt angewiesen, da der B-Horizont nur sehr wenig organische Sub-

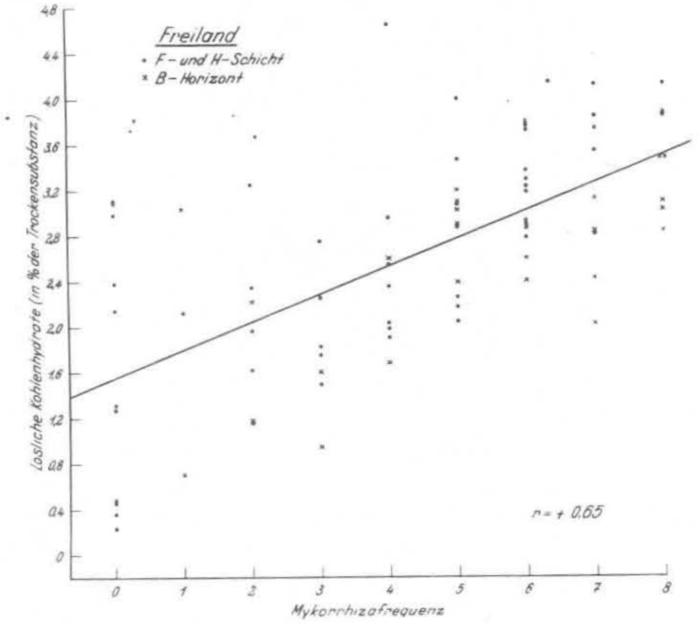


Abb. 10. Beziehungen zwischen der Mykorrhizafrequenz und dem Gehalt der Feinwurzeln an löslichen Kohlenhydraten bei den im Freiland kultivierten Pflanzen.

stanz enthält (Tab. 2) und die Begleitflora längst nicht so üppig entwickelt ist wie in der H- oder gar F-Schicht (vgl. S. 40 und Abschn. IX). Infolge der für sie schlechteren Lebensbedingungen können sie nur in geringem Umfange zur Nährstoffabsorption des Wirtes beitragen und fördern ihn daher nicht in dem Maße wie im A-Horizont, sondern im Gegenteil, die Beanspruchung durch den Pilz wird größer sein als sein Nutzen. Hierauf beruht wahrscheinlich das Sinken der Erntegewichte mit zunehmender Mykorrhizafrequenz (Tab. 4).

Wenden wir uns nun den Gewächshauspflanzen zu. Ihre Zuckerwerte (Abb. 11) erbrachten eine Überraschung. Mykorrhizafrequenz und Gehalt der Wurzeln an löslichen Kohlenhydraten zeigten nämlich eine nur schwache Korrelation (r = 0,24), und zwar verläuft die Regressionsgerade umgekehrt wie bei den Pflanzen des Freilandes, sie sinkt mit zunehmender Mykorrhizafrequenz. Die Pflanzen mit intensiver Wurzelverpilzung weisen also keinen hohen, sondern einen niedrigen Kohlenhydrat-

spiegel in ihren Wurzeln auf. Dieses Resultat weicht völlig von der Theorie ab. Was mag die Ursache hierfür sein?

Bei den höheren Mykorrhizafrequenzen wäre ein stärkerer Parasitismus der Pilze denkbar, weil ja gerade hier gegenüber dem Freiland ein Absinken des Zuckerspiegels auftritt. Da aber die Pflanzen im Freiland und im Gewächshaus in jeweils gleichen Bodenproben wurzelten, dürfte auch eine annähernd übereinstimmende Pilzpopulation zu erwarten sein. Für das unterschiedliche Verhalten müssen also Umweltfaktoren maßgebend sein. Ein Vergleich der Klimadaten der im Gewächshaus und im Freien aufgestellten Thermohygrographen weist auf eine mögliche Ursache hin. Die durchschnittlichen Nachttemperaturen (Mittel der Werte um 20, 24 und 4 Uhr) betrugen in den letzten 3 Wochen vor der Ernte (Ende September) im Gewächshaus 14,2°C, im Freiland nur 8,3°C. Zwar lagen auch die Tageswerte im Gewächshaus höher als im Freiland, aber das Verhältnis der Tageswerte in Gewächshaus und Freiland war nicht so weit wie das der Nachtwerte. Man kann also annehmen, daß die höheren Nachttemperaturen im Gewächshaus einen stärkeren Assimilatverlust durch Atmung bewirkten als im Freiland, den auch die gesteigerte Assimilation infolge der erhöhten Tagestemperaturen sicherlich nicht wettmachen konnte. Ferner dürften im Gewächshaus höhere Bodentemperaturen vorgelegen haben, so daß damit der Kohlenhydratbedarf der Wurzeln und der Pilzpartner stieg. Den Pflanzen des Gewächshauses verblieb also wahrscheinlich ein geringerer Assimilatüberschuß als denen im Freien. Darüber hinaus wäre möglich, daß die kühleren Nachttemperaturen im Freien bereits zusätzlich eine Stärkehydrolyse induzierten, die ja im Zusammenhang mit der Winterabhärtung bereits im August in Abhängigkeit von den sinkenden Temperaturen allmählich einsetzt (KRAMER und KOZLOWSKI 1960).

Ob die unterschiedlichen Versuchsergebnisse bei den Pflanzen des Freilandes und des Gewächshauses noch durch weitere Faktoren mitbedingt sind, wie etwa die abweichende Spektralverteilung des Lichtes, mag dahingestellt bleiben und müßte erst durch eingehende Versuche geklärt werden.

Die Mykorrhizapilze waren aber in der Lage, auch den Gewächshauspflanzen trotz der offenbar angespannten Zuckerversorgung ihrer Wurzeln einen gewissen Anteil ihrer Assimilate zu entnehmen. In der Frequenzklasse 7 lag nämlich der durchschnittliche Gehalt der Wurzeln an löslichen Kohlenhydraten im Freiland bei 3,16%, er war also gegenüber

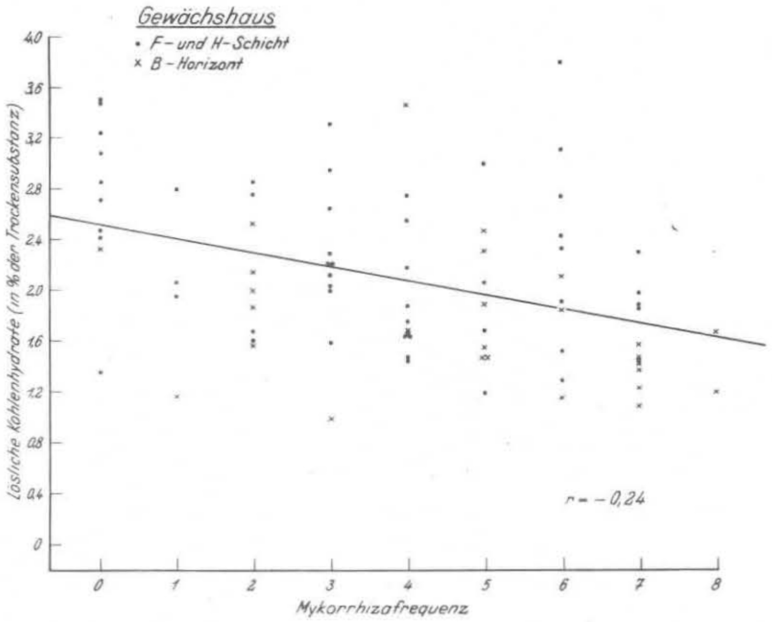


Abb. 11. Beziehungen zwischen der Mykorrhizafrequenz und dem Gehalt der Feinwurzeln an löslichen Kohlenhydraten bei den im Gewächshaus kultivierten Pflanzen.

dem der wenig verpilzten Wurzeln angehoben; im Gewächshaus betrug er dagegen nur 1,59% und lag damit unter dem der Wurzeln mit geringer Mykorrhizafrequenz. Mit zunehmender Verpilzung entstand also in den Wurzeln aus dem Gewächshaus im Vergleich zu denen aus dem Freien ein größeres Defizit an löslichen Kohlenhydraten.

Aus den oben geschilderten Verhältnissen läßt sich für die symbiontischen Beziehungen folgendes ableiten: Hat sich die Mykorrhiza erst einmal gebildet, so vermag der Pilz offenbar auch dann seinen Wirt noch zu beeinflussen und ihm Kohlenhydrate zu entziehen, wenn sich für diesen die Bedingungen zur Produktion löslicher Kohlenhydrate verschlechtern und der Überschuß hieran sinkt. Die Pflanze kann den Pilz dann nicht aus ihrem Wurzelgewebe verdrängen, sondern muß ihn trotz ihres niedrigen Zuckerspiegels mit "durchfüttern".

Wie also die Gegenüberstellung der an den Gewächshaus- und Freilandpflanzen gewonnenen Ergebnisse zeigt (vgl. Abb. 10 und 11), zehrt der Mykorrhizapilz nicht nur von einem Überschuß an löslichen Kohlenhydraten in der Wurzel, sondern darüber hinaus vermag er sich, even-

tuell zum Nachteil des Wirtes, aktiv Kohlenhydrate anzueignen.

Außerdem scheint der Pilzpartner durch seine Stoffwechseltätigkeit auch zu einer Erhöhung des Zuckerspiegels in der Wurzel beitragen zu können. Hierfür spricht bei den Freilandpflanzen die Parallele zwischen dem Grad der Wurzelverpilzung und dem Zuckergehalt der Wurzeln, die sich im Mull entwickelten. Nach der Kohlenhydrattheorie hat ja ein hoher Stickstoff- und Phosphorgehalt des Bodens bzw. N- und P-Düngung eine Verminderung der löslichen Kohlenhydrate in der Wurzel zur Folge, was sich wiederum negativ auf die Mykorrhizaentwicklung auswirkt. Nährstoffgehalt, Zuckerspiegel in der Wurzel und Mykorrhizafrequenz stehen demnach in einem kausalen Zusammenhang, und mit Abwandlungen der Nährstoffmengen muß eine entsprechende Veränderung des Zuckergehaltes der Wurzel und des Mykorrhizabesatzes einhergehen. Da bei vorliegenden Untersuchungen an den Freilandpflanzen oft deutlichere Beziehungen zwischen der Zuckerkonzentration in den Wurzeln und der Mykorrhizafrequenz hervortraten als zwischen ersterer und der Nährstofführung des Bodens, liegt die Vermutung nahe, daß die Nährstoffverhältnisse des Bodens nicht allein ausschlaggebend sind für die Menge der reduzierenden Zucker in den Wurzeln, sondern daß der Mykorrhizapilz selber regulierend in den Kohlenhydrathaushalt der Wurzeln eingreifen kann.

Wie bereits einleitend erwähnt, stellt der Wirt seinem Symbiosepartner die Photosyntheseprodukte nicht freiwillig zur Verfügung, sondern der Mykorrhizapilz muß in der Lage sein, seine Wirtspflanze derart zu beeinflussen, daß er in den Besitz der für ihn notwendigen organischen Stoffe gelangt, ohne daß die höhere Pflanze dabei einen größeren Schaden erleidet oder gar eingeht.

Über die Einwirkung des Mykorrhizapilzes auf die Wirtspflanze liegen in der Literatur zahlreiche Angaben vor. So sind die zu ektotrophen Mykorrhizen umgewandelten Wurzeln oft in ihrem Längenwachstum gehemmt. HATCH (1936) wies nach, daß in Prärieböden, die keine zur Bildung einer ektotrophen Mykorrhiza befähigten Pilze enthalten, nach künstlicher Impfung mit Mykorrhizapilzen bei Kiefern das Sproß/Wurzel-Verhältnis gegenüber den unbehandelten Kontrollen sinkt. SLANKIS (1949, 1950, 1951) konnte nun zeigen, daß Wuchsstoffgaben bei pilzfreien Wurzelkulturen der Kiefer die gleichen morphologischen Veränderungen erzeugen, wie sie in der Mykorrhiza vorliegen. Kulturfiltrate des Mykorrhizapilzes Suillus variegatus bewirken entsprechende Erscheinungen

(SLANKIS 1948, LEVISOHN 1952). Nach Unterbrechung der Wuchsstoffzufuhr zu den Wurzelkulturen entwickeln sich die Wurzeln bald wieder in normaler Gestalt weiter (SLANKIS 1951). Die Wurzel enthält die Wuchsstoffe normalerweise in überoptimaler Konzentration, und eine Erhöhung ihres Wuchsstoffgehaltes ruft Hemmung des Längenwachstums hervor (SÜDING 1952). Aus der unter dem Einfluß des Pilzpartners vor sich gehenden morphologischen Abwandlung der Wurzeln kann daher geschlossen werden, daß der Mykorrhizapilz Stoffe mit Wuchsstoffcharakter abscheidet, die den gedrungenen Habitus der Mykorrhizen verursachen. Möglicherweise spielt bei dem in Abschnitt V geschilderten Durchbruch der Wurzel durch den Pilzmantel (Abb. 9) ein Nachlassen der pilzlichen Wuchsstoffabscheidung eine Rolle.

MOSER (1959) wies nun nach, daß Mykorrhizapilze aus Tryptophan Indolwuchsstoffe (ß-Indolylessigsäure, ß-Indolylbuttersäure, ß-Indolylpropionsäure) synthetisieren können und daß diese Fähigkeit bei den Mykorrhizapilzen wesentlich weiter verbreitet ist als bei den saprophytischen Pilzen. Bestimmte Mykorrhizapilze vermögen sogar Indolylessigsäure ohne Zugabe von Tryptophan zu bilden (ULRICH 1960). Ammonsalze sowie leicht angreifbare organische N-Verbindungen (Asparagin, Asparaginsäure, Glykokoll, Glutaminsäure) hemmen bei Reinkultur der Mykorrhizapilze die Wuchsstoffbildung (MOSER 1959).

Die von den Mykorrhizapilzen produzierten Wuchsstoffe dürften nicht nur morphologische Veränderungen an den Wurzeln hervorrufen, sondern auch in deren Stoffwechsel eingreifen. Die Wuchsstoffabscheidung der Mykorrhizapilze hat, wie MOSER (1959) vermutet, zur Folge, "daß die Pflanze mit einer Konzentration von Kohlenhydraten oder Wirkstoffen an diesen Stellen reagiert".

Die Arbeiten von BORTHWICK et al. (1937), STUART (1938), ALEXANDER (1938) sowie BAUSOR (1942) zeigten, daß Zufuhr von Auxin in der Pflanze einen erhöhten Abbau von Stärke zu löslichen Zuckern hervorruft. Nach CLELAND (1961) wird durch Auxin wahrscheinlich auch die Translokation der Zucker von den Stärkereservoiren zu den Orten der Auxinabscheidung gefördert. Unter diesem Aspekt kann der gehobene Zuckerspiegel in den reichlich verpilzten Wurzeln auch aufgefaßt werden als eine Folge des Pilzbefalles und nicht als seine Ursache. Mit dieser Hypothese erfährt die festgestellte mittelstarke Korrelation zwischen Mykorrhizafrequenz und Zuckergehalt der Wurzeln ihre Deutung. Auch der hohe Zuckerspiegel der stark verpilzten Wurzeln aus der eutrophen

Braunerde läßt sich hiermit erklären.

In Hinblick auf die oben dargelegte Hypothese sollen die Zuckergehalte der Wurzeln im Vergleich zu denen der Sprosse noch einmal näher betrachtet werden. In Tab. 7 sind diese dargestellt für die im Freiland in den beiden Bodentypen eutrophe Braunerde und Podsol kultivierten Buchen. Ein Vergleich des Zuckergehaltes in Sproß und Wurzel der gedüngten Pflanzen mit dem der Kontrollen ergibt, daß sich die Werte keineswegs stets gemeinsam in gleicher Richtung verändern, sondern daß in verschiedenen Fällen die Düngung im Sproß einen Anstieg der löslichen Kohlenhydrate hervorrief, während ihr Gehalt in der Wurzel abfiel oder auch umgekehrt Zuckerzunahme in der Wurzel und Abnahme im Sproß auftrat. Sollten die Abwandlungen im Zuckergehalt der Pflanze nur durch die Düngungsmaßnahmen bedingt sein, so wären für Sproß und Wurzel jeweils gleichgerichtete Veränderungen zu erwarten, wie sie BJÖRKMAN (1942, S. 162) beschreibt: " In den oberirdischen Teilen waren die Unterschiede bedeutend geringer als in den Wurzeln, gaben aber im großen ganzen dasselbe Bild". Da die Zuckergehalte in Sproß und Wurzel bei vorliegenden Untersuchungen jedoch wiederholt nicht parallel zueinander verliefen, muß noch ein weiterer Faktor dabei eine Rolle spielen, offenbar das Wirken des Pilzes selbst. Dieses wird in solchen Fällen deutlich, in denen der Zuckergehalt im Sproß nur unwesentlich stieg, in der Wurzel aber gemeinsam mit der Mykorrhizafrequenz eine beträchtliche Erhöhung erfuhr (z.B. F-Schicht des Podsols nach Ca-Gaben) oder aber im Sproß eine relativ stärkere Zuckerzunahme eintrat als in der Wurzel, deren Verpilzung gleichzeitig zurückging (Rohhumus nach N-P-Ca-Düngung).

Eine Gegenüberstellung von Mykorrhizafrequenz und dem Quotienten aus dem Zuckergehalt in Sproß und Wurzel veranschaulicht die mutmaßliche Funktion der Mykorrhizapilze im Zuckerhaushalt der Wurzeln (Abb. 12). Dabei zeigt sich nämlich mit steigender Wurzelverpilzung deutlich die Tendenz einer Abnahme dieses Quotienten, d.h. je höher die Mykorrhizafrequenz, desto größer ist auch der relative Zuckergehalt in der Wurzel. Dieses Ergebnis unterstützt die Hypothese, nach der der Mykorrhizapilz durch seinen Stoffwechsel wesentlich zur Erhöhung des Zuckerspiegels in der Wurzel beiträgt.

Für die einzelnen Bodenschichten ergeben sich unterschiedliche Quotienten, die des B-Horizontes liegen bei gleicher Mykorrhizafrequenz meistens höher als die der H- und F-Schicht. Dieses zeigen die in

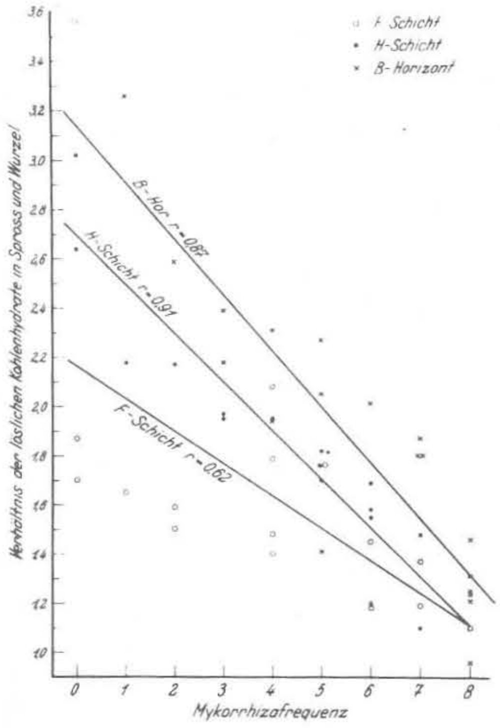
Tab. 7. **Zuckergehalte von Sproß und Wurzel der im Freiland kultivierten 2jährigen Buchen. a während der ersten, b während der zweiten Vegetationsperiode gedüngt.**

	Düngung		eutrophe Braunerde Mykorrhiza-frequenz	lösliche Kohlenhydrate (in % des Trockengewichtes) Sproß	Wurzel	Podsol Mykorrhiza-frequenz	lösliche Kohlenhydrate (in % des Trockengewichtes) Sproß	Wurzel
F-Schicht	Kontrolle		7	4,59	3,84	4	4,13	1,98
	Ca	a	7	5,64	4,12	6	4,44	3,76
		b	6	4,68	3,23	8	4,25	3,85
	P	a	4	3,47	2,35	*	-	-
		b	4	4,14	2,96	5	6,10	3,46
	N	a	2	3,12	1,96	0	4,04	2,38
		b	4	3,40	1,90	2	3,51	2,34
	N-P-Ca	a	0	5,78	3,09	*	-	-
		b	1	5,02	3,04	0	4,52	1,27
H-Schicht	Kontrolle		7	4,17	2,81	4	3,96	2,03
	Ca	a	6	4,51	2,92	3	4,44	2,25
		b	8	3,92	4,13	6	4,90	2,90
	P	a	6	4,38	2,78	4	5,89	2,54
		b	7	3,89	3,54	5	4,11	2,26
	N	a	5	3,82	2,17	0	1,39	0,46
		b	5	3,46	2,04	3	3,42	1,75
	N-P-Ca	a	2	2,49	1,15	0	5,65	2,14
		b	6	3,95	3,29	1	4,62	2,12
B-Horizont	Kontrolle		8	4,56	3,48	5	4,27	3,02
	Ca	a	8	5,66	3,88	4	5,05	2,60
		b	8	3,85	3,10	5	6,35	3,10
	P	a	7	5,09	2,83	6	5,23	2,60
		b	7	4,54	2,42	5	5,43	2,39
	N	a	8	4,20	3,48	3	2,27	0,95
		b	8	2,91	3,03	3	3,50	1,61
	N-P-Ca	a	7	3,64	2,02	1	2,28	0,70
		b	8	3,54	2,84	2	3,06	1,18

* Pflanzen durch Wurzelfraß geschädigt.

Abb. 12 eingezeichneten Regressionsgeraden recht deutlich. Für die F-Schicht liegt eine mittelstarke und für die H-Schicht und den B-Horizont eine starke Korrelation vor zwischen der Mykorrhizafrequenz und dem Sproß/Wurzel-Verhältnis im Zuckergehalt. Die Unterschiede in den Quotienten der einzelnen Bodenschichten dürften auf folgenden Ursachen beruhen: In der H- und besonders in der F-Schicht beziehen die Pilze offenbar einen, wenn auch nur geringen Teil ihrer organischen Nahrung (Eiweiß- und Pektinabbauprodukte u.a., vgl. MELIN 1925, MELIN und NILSSON 1953) aus dem Bodensubstrat, und sie belasten daher die höhere Pflanze nicht so stark wie im B-Horizont. In der Wurzel verbleibt demnach ein größerer Anteil an löslichen Kohlenhydraten, so daß das Sproß/Wurzel-Verhältnis sinkt. Darüber hinaus vermögen nicht nur die Mykorrhizapilze Wuchsstoffe zu bilden, sondern ebenso andere Mikroorganismen (THIMANN 1952). Ferner können, wie MOSER (1959) feststellte, manche Rhizosphärenmikroorganismen mit den Mykorrhizapilzen zusammenarbeiten bei der Wuchsstoffproduktion. Da nun gerade in der Vermoderungsschicht der stärkste Besatz mit Mikroorganismen vorliegt, könnten diese die genannten Stoffwechselleistungen der Mykorrhizapilze wesentlich fördern und somit zu einer Erhöhung der Zuckerkonzentration in den Wurzeln beitragen. Auch die Vitaminversorgung dürfte für die hinsichtlich mancher Vitamine heterotrophen Mykorrhizapilze in der Vermoderungsschicht bereits vor dem Eingehen einer Symbiose günstiger gestellt sein als im B-Horizont; denn nach SCHMIDT und STARKEY (1951) enthält die Vermoderungsschicht der Waldböden größere Vitaminmengen als Ackerböden, und mit einer raschen Zersetzung des organischen Materials scheint nach den genannten Autoren auch die stärkste Vitaminproduktion einherzugehen. Die Vermoderungsschicht besitzt für das Entstehen einer Symbiose also die günstigsten Voraussetzungen: Eine arten- und zahlenmäßig reiche Mikroorganismenpopulation, die durch ihre Stoffwechselprodukte die Aktivität der Mykorrhizapilze fördern kann. Auch die höhere Pflanze wird hier aus der Symbiose sicherlich einen beachtlichen Nutzen ziehen, denn gerade in der Vermoderungsschicht herrscht ein starker Konkurrenzkampf um die bei der Zersetzung des organischen Materials freiwerdenden Mineralstoffe, die die höhere Pflanze mit Hilfe ihrer Symbionten wesentlich leichter zu erlangen vermag (vgl. MELIN 1959), so daß hierdurch der Nachteil, der der Pflanze durch die Zuckerentnahme entsteht, vollauf kompensiert werden dürfte.

Im Gegensatz zu den Verhältnissen in der F- und auch der H-Schicht ist den Mykorrhizapilzen im B-Horizont ein zusätzlicher saprophyti-



<u>Abb. 12.</u> Verhältnis der löslichen Kohlenhydrate in Sproß und Wurzel in Abhängigkeit von der Mykorrhizafrequenz (Werte der in der eutrophen Braunerde und im Podsol im Freiland gezogenen Pflanzen).

scher Erwerb organischen Materials nahezu vollständig verwehrt, sie sind vielmehr weitgehend auf ihren Symbiosepartner angewiesen und entnehmen diesem einen verhältnismäßig hohen Anteil der gelösten Zucker, so daß die Wurzel hieran gegenüber dem Sproß stärker verarmt. Da außerdem eine derart tätige Begleitflora und damit die Unterstützung wie in der F-Schicht fehlt, dürften die Mykorrhizapilze ihren Wirt in stoffwechselphysiologischer Hinsicht nicht so stark beeinflussen können und daher nicht in dem Maße zur Erhöhung des Zuckerspiegels beitragen wie in der F-Schicht. Die im Vergleich zu dieser oft nur schwach entwickelten Pilzmäntel und das gleichzeitig aber tiefer in die Rinde vordringende Hartigsche Netz weisen darauf hin, daß der Pilz zwar gegenüber seinem Symbiosepartner einen stärkeren Parasitismus

entfaltet, daß er sich aber dennoch nicht so optimal entwickeln kann wie in der F-Schicht.

Die bei BJÖRKMAN (1942) angeführten Gehalte an reduzierender Substanz in Sproß und Wurzel stehen durchaus im Einklang mit der hier dargelegten Ansicht, nach der der erhöhte Zuckerspiegel in der Wurzel in erster Linie eine Folge des Pilzbefalles darstellt. Aus den auf S. 163 seiner Arbeit gebrachten Zuckerwerten wurde das Sproß/Wurzel-Verhältnis berechnet und dieses den Mykorrhizafrequenzen (S. 96/97, 98/99, 118/119, 120/121) gegenübergestellt (Abb. 13). Dabei schälten sich noch deutlichere Beziehungen zwischen Mykorrhizafrequenz und Zuckerquotienten heraus als in Abb. 12. Die geringere Streuung dürf-

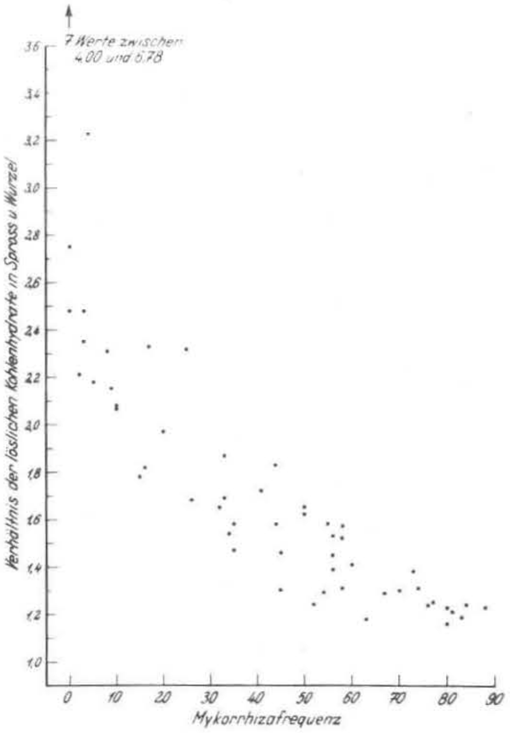


Abb. 13. Verhältnis der löslichen Kohlenhydrate in Sproß und Wurzel in Abhängigkeit von der Mykorrhizafrequenz (zusammengestellt aus den bei BJÖRKMAN 1942 angegebenen Werten).

te auf das von BJÖRKMAN benutzte in mikrobiologischer Hinsicht einheitlichere Versuchsmaterial zurückzuführen sein, während bei vorliegender Untersuchung die in ihrer mikrobiellen Aktivität so unterschiedlichen Bodenschichten innerhalb der einzelnen Bodentypen Berücksichtigung fanden.

Im vorliegenden Abschnitt wurde eine Hypothese dargelegt, die die oft beobachtete Parallele zwischen der Mykorrhizafrequenz und dem Gehalt der Wurzel an reduzierenden Zuckern in erster Linie als eine Folge des Pilzbefalles auffaßt, wobei der Stickstoff- und Phosphorgehalt des Bodens einen geringeren Einfluß auf den Gehalt der Wurzel an löslichen Kohlenhydraten ausübt. Zur Stützung der vorgetragenen Auffassung wurden weitere Experimente ausgeführt, die im folgenden Abschnitt näher erörtert werden.

VII. Versuche zur Klärung des Einflusses der Mykorrhizapilze auf den Zuckerhaushalt der Wurzeln.

a) Das Verhalten der Wurzeln derselben Pflanze in verschiedenen Böden.

Die Zusammenhänge zwischen der Mykorrhizafrequenz und dem Zuckergehalt der Wurzel lassen sich näher ergründen, wenn es auf experimentellem Wege gelingt, das Verhalten ein und derselben Pflanze in unterschiedlichen Böden zu untersuchen, d.h., die Wurzeln einer Pflanze müssen sich in verschiedenen Bodentypen ausbreiten. Um eine derartige Durchwurzelung zu erreichen, wurde jeweils ein Blumentopf mit zwei Böden gefüllt (Humusstoffschicht der eutrophen Braunerde und des Podsols), und zwar wurde zunächst ein genau passendes Blechstück in die Mitte des Topfes gestellt, links und rechts davon der Mull bzw. Rohhumus eingefüllt, dann das Blech vorsichtig herausgezogen und an seine Stelle eine Buchenjungpflanze gesetzt. Diese breitete nun ihre Wurzeln in beiden Bodentypen aus, und zwar durchwuchs sie den nährstoffreichen Mull intensiver als den Rohhumus. Das Gewicht der Feinwurzeln (Mittel aus 8 Messungen) verhielt sich wie 62 (Mull) zu 38 (Rohhumus). Die Wurzelverpilzung zeigte die gleichen Tendenzen wie bei den früheren Versuchen, auf der Mullseite war die Mykorrhizafrequenz also hoch (86%), auf der Rohhumusseite wesentlich niedriger (60%) (Tab. 8). Im Vergleich zu den Kontrollen, bei denen in Töpfen mit Mull allein bzw. Rohhumus allein nur jeweils eine Pflanze wuchs, waren die Unterschiede allerdings geringer. Dieses mag darauf zurückzuführen sein, daß besonders gegen Ende der Vegetationsperiode Hyphenstränge von der Mull- zur Roh-

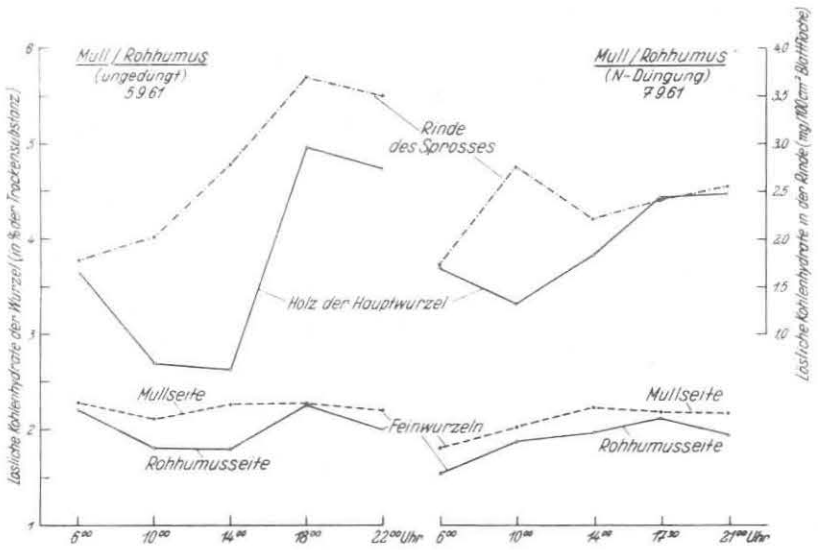
humusseite wuchsen und dort zur Erhöhung der Mykorrhizafrequenz beitrugen. Die hohe Wurzelverpilzung auf der Mullseite und die nur geringe auf der Rohhumusseite zeigen uns nun deutlich, daß der Bodenflora für das Entstehen einer Mykorrhiza eine größere Bedeutung zukommt als dem Zustand der Wirtspflanze selbst, denn dieser weist ja für die oberirdischen Teile überhaupt keine Unterschiede auf, hingegen wäre für die unterirdischen Teile gemäß der Kohlenhydrattheorie auf der Mullseite mit ihrem N- und P-Reichtum ein gesenkter Zuckerspiegel in der Wurzel zu erwarten und demzufolge eine geringere Mykorrhizafrequenz. Das Gegenteil, nämlich ein üppiger Mykorrhizabesatz, wurde aber festgestellt.

Tab. 8. Zuckergehalt der Wurzeln und Mykorrhizafrequenz einjähriger Buchen, die jeweils in der Humusstoffschicht der eutrophen Braunerde und des Podsols gezogen wurden oder deren Wurzelsystem sich in beiden Humusformen ausbreitete.

		Mykorrhizafrequenz	lösliche Kohlenhydrate (in % der Trockensubstanz)
Kontrolle	Mull	88	2,36
	Rohhumus	51	1,82
Pflanze in Mull und Rohhumus	Mullseite	86	2,22
	Rohhumusseite	60	2,01

Die Kenntnis von der Verteilung der löslichen Kohlenhydrate in den Pflanzen eröffnet jetzt die Möglichkeit, einen tieferen Einblick in die Beziehungen zwischen dem Zuckerspiegel in der Wurzel und der Mykorrhizafrequenz zu erhalten. Da die löslichen Kohlenhydrate ja in erster Linie eine Transportform der Assimilate darstellen, dürfte ihre Konzentration in der Pflanze tagesperiodischen Schwankungen unterliegen, die sich feststellen lassen, wenn der Tagesgang an löslichen Kohlenhydraten in verschiedenen Pflanzenteilen erfaßt wird. Die auf ihren Zuckergehalt zu analysierenden Pflanzenteile (Feinwurzeln, das Holz der Hauptwurzel und die Rinde des Sprosses) gelangten unmittelbar nach ihrer Entnahme in siedenden Alkohol (vgl. Abschn. III). Die gesamte chlorophyllführende Rinde von der Bodenoberfläche bis zu den

ersten gegenständigen, auf die Kotyledonen folgenden Laubblättern wurde entnommen und die in ihr ermittelte Zuckermenge auf die Blattfläche bezogen. Auf diese Weise erhält man ein ungefähres Maß für die von den Assimilationsorganen zu den unterirdischen Pflanzenteilen strömenden löslichen Kohlenhydrate. Da der Tagesgang aus verschiedenen Pflanzen ermittelt werden muß, dienten zur Zuckeranalyse nur solche Buchensämlinge, die in ihrer Größe annähernd übereinstimmten. Abb. 14 zeigt die Schwankungen des Zuckergehaltes in den Pflanzen, die in ungedüngten Böden wuchsen (analysiert am 5.9.61) sowie solchen, die sich in stickstoffgedüngten Böden entwickelten (analysiert am 7.9.61). Für beide Tage ergibt sich bezüglich der in der



<u>Abb. 14.</u> Tagesgänge der Zuckergehalte in Rinde, Hauptwurzel und Feinwurzeln bei Buchenjungpflanzen, deren Wurzeln sich sowohl im Mull als auch im Rohhumus ausbreiteten.

Rinde abwärts wandernden Assimilate ein unterschiedlicher Kurvenverlauf. Am 5.9. tritt die höchste Konzentration in der Rinde um 18 Uhr auf, am 7.9. bereits um 10 Uhr. Da die Wasserversorgung der im Gewächshaus stehenden Pflanzen optimal war, dürfte das voneinander abweichende Verhalten auf den Lichtgenuß der Versuchspflanzen zurückzu-

führen sein. Am 5.9. herrschte nämlich morgens trübes Wetter, und erst am Nachmittag erfolgte allmähliches Aufklaren, am 7.9. dagegen war es morgens bewölkt mit größeren Partien blauen Himmels, gegen 9 Uhr verstärkte sich die Eintrübung, und anschließend begann Nieselregen. Im Holz der Hauptwurzel trat das Minimum an löslichen Kohlenhydraten um 14 Uhr bzw. 10 Uhr auf und das Maximum um 18 Uhr bzw. 21 Uhr. Im Gegensatz zu den starken Schwankungen des Zuckerspiegels im Holz der Hauptwurzel ergab sich für die Feinwurzeln ein wesentlich ruhigerer Kurvenverlauf. Der wichtigste Unterschied zwischen dem Holz der Hauptwurzel und den Feinwurzeln besteht aber in dem durchweg geringeren Zukkergehalt der Feinwurzeln. Werden die Werte nicht auf Trockensubstanz sondern auf Frischsubstanz bezogen, so nimmt der Abstand noch mehr zu; denn das Wurzelholz enthält etwa nur 50% Wasser, die Feinwurzeln aber annähernd 80%. Die stark abgeschwächten Konzentrationsschwankungen in den Feinwurzeln sowie ihr verhältnismäßig geringer Zuckergehalt weisen darauf hin, daß entweder ein Großteil der abgeleiteten Assimilate in der Hauptwurzel zurückgehalten und nur ein Bruchteil davon weiter in die Feinwurzeln transportiert wird oder daß in letzteren ein sehr starker Verbrauch an Kohlenhydraten erfolgt und damit ein Ansteigen des Zuckerspiegels verhindert wird. Da aber das Trockengewicht der Hauptwurzel das der gesamten Feinwurzeln meistens wesentlich übertrifft (bis maximal um das dreifache), sind auch die absoluten Zuckermengen in der Hauptwurzel größer. Wahrscheinlich wird ein Teil der überschüssigen Zucker in der Hauptwurzel sogleich weiter verarbeitet zu Reservestärke. Hierfür spricht der stets hohe Stärkegehalt der Hauptwurzeln (vgl. Abschn. VIII).

Die auf der Mullseite wachsenden Feinwurzeln enthielten nun stets mehr Zucker als die der Rohhumusseite. Dieser Befund liefert jetzt den wohl eindeutigen Beweis, daß die Mykorrhizapilze aktiv den Stoffwechsel ihrer Wirtspflanze beeinflussen und daß der mit erhöhter Wurzelverpilzung einhergehende Anstieg des Zuckerspiegels in den Feinwurzeln die Folge des Pilzbefalles darstellt und nicht seine Ursache. Denn es handelt sich ja jeweils um die gleiche Pflanze, in der eine unterschiedliche Zuckerverteilung in den Feinwurzeln auftritt, so daß die Abweichungen in der Assimilatversorgung zur Erklärung dieser Unterschiede nicht in Betracht kommen. Für das aktive Mitwirken der Mykorrhizapilze im Stoffwechsel der Wirtspflanze spricht auch folgende Beobachtung: Wird das Holz der Hauptwurzel in drei verschiedene Be-

reiche geteilt, nämlich das der Mullseite, ein Mittelstück und das der Rohhumusseite, so enthält das der Mullseite wiederholt etwas weniger Zucker als das der Rohhumusseite. Offenbar wird hier der Weitertransport löslicher Kohlenhydrate in die Feinwurzeln gefördert.

Als "Schlüssel" für das Eingreifen in den Kohlenhydrathaushalt der Wirtspflanze steht den Mykorrhizapilzen u.a. sicherlich ihre Fähigkeit zur Wuchsstoffabscheidung zur Verfügung, wie bereits weiter oben erörtert wurde. Nach SLANKIS (1959) werden die Wuchsstoffe in der Wurzel in verschiedenen Richtungen transportiert. Vielleicht erklären sich hieraus auch die zwischen der Mull- und Rohhumusseite bestehenden geringeren Unterschiede im Zuckergehalt der Feinwurzeln im Vergleich zu den Kontrollen, bei denen die Buchenjungpflanzen unter im übrigen gleichen Bedingungen entweder nur im Mull oder nur im Rohhumus wuchsen (Tab. 8).

b) Fütterungsversuche mit Glukose.

Nach der Kohlenhydrattheorie hat eine Erhöhung des Zuckerspiegels in der Wurzel eine Zunahme der Mykorrhizafrequenz zur Folge. Wenn es also gelänge, auf künstlichem Wege den Gehalt der Wurzel an löslichen Kohlenhydraten zu steigern, so müßte damit eine entsprechende Veränderung in der Wurzelverpilzung einhergehen. Zu diesem Zwecke wurden eine Anzahl von Buchensämlingen über ihre Blätter mit Glukose gefüttert. Die Buchensämlinge wuchsen jeweils in der Humusstoffschicht der drei Bodentypen (Mull, Moder, Rohhumus). Sogleich nach Entfaltung der beiden ersten auf die Kotyledonen folgenden Blätter wurden diese werktags zweimal mit einer 1%igen Glukoselösung bepinselt und im späteren Entwicklungsstadium (ab Anfang Juli) werktags einmal damit besprüht. Auskunft darüber, ob auf diese Weise die Wurzeln tatsächlich mehr Glukose erhalten, lieferten mehrere im Laufe des Augustes durchgeführte Zuckeranalysen der Sproßrinden, des Hauptwurzel- und Feinwurzelmaterials.

In der Rinde und im Wurzelholz war gegenüber gleichzeitig entnommenen Kontrollen meistens eine Zunahme des Zuckergehaltes festzustellen; allerdings schwankten die Vergleichswerte erheblich, doch die Tendenz trat deutlich zutage. Für die Feinwurzeln hingegen ergab sich nur selten ein höherer Zuckergehalt, oft lag er etwas tiefer, und er konnte sogar bis auf etwa 50% des Wertes der Kontrollen sinken. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, daß mit einem Ansteigen der Zuckerkonzentra-

tion im Wurzelholz eine entsprechende Veränderung in den Feinwurzeln nicht unbedingt synchron verlaufen muß. Offenbar wird, wie bereits erwähnt, ein Großteil des zugeführten Zuckers in der Hauptwurzel zurückgehalten.

Welchen Einfluß übt nun die Glukose-Fütterung auf die Mykorrhizafrequenz aus? Eine Erhöhung, die sich auf Grund der Versuchsanstellung eventuell erwarten ließe, trat in keinem Falle ein, sondern stets war gegenüber den Kontrollen ein Rückgang der Wurzelverpilzung zu verzeichnen, und zwar im Mull um durchschnittlich 5%, im Moder um 14% und im Rohhumus um 17%. Dieses eigenartige Verhalten der Mykorrhizapilze mag zum Teil auf folgenden Ursachen beruhen: Die auf die Blätter gepinselte oder gesprühte Glukoselösung wurde beim Gießen trotz vorsichtiger Ausführung offenbar teilweise in den Boden gespült. Obwohl die Glukose von der Bodenflora sehr rasch abgebaut wird, schien sie bei einigen Mykorrhizapilzen das saprophytische Dasein zu fördern. Dafür spricht, daß gerade in der Nähe der Bodenoberfläche, wo normalerweise die Mykorrhizen infolge besserer Durchlüftung reichlicher vertreten sind, ihr Anteil abnahm.

Der vorliegende Versuch wurde offenbar durch das Einwaschen von Glukose in den Boden beeinträchtigt, dennoch zeigt er, daß mit dem Rückgang der Wurzelverpilzung meistens auch der Zuckergehalt in den Feinwurzeln sinkt. Dabei vermögen selbst größere Mengen an löslichen Kohlenhydraten in der Hauptwurzel diesen Rückgang nicht zu beeinflussen. Diese Befunde liefern eine weitere Stütze für die Hypothese, nach der eine starke Wurzelverpilzung einen hohen Zuckerspiegel hervorruft und nicht umgekehrt.

VIII. Der Stärkegehalt der Wurzeln.

Wie BJÖRKMAN 1942 schreibt, besteht wahrscheinlich eine Beziehung zwischen der Stärkemenge der Wurzel und ihrem Gehalt an löslichen Kohlenhydraten. Er fand parallel zur Mykorrhizaentwicklung in den Wurzeln der unter Stickstoff- oder Phosphormangel leidenden Kiefern viel Stärke und in den Wurzeln kräftiger Pflanzen fast gar keine. Eine Prüfung der Buchenwurzeln auf ihren Stärkegehalt könnte daher einen weiteren Beitrag zum Verständnis der Wechselbeziehungen zwischen Wirt und Pilzpartner hinsichtlich des Kohlenhydrathaushaltes liefern.

Die Hauptwurzel der Versuchspflanzen war stets mit Stärke vollge-

pfropft. Die Schnitte färbten sich mit Jod-Jodkali tiefblau bis fast schwarz, und zwischen gekreuzten Nicols leuchteten die Stärkekörner hell auf und zeigten das charakteristische dunkle Interferenzkreuz. Auch die mit Stickstoff und Phosphor gedüngten Pflanzen erbrachten das gleiche Bild. Ebenso kam in den Seitenwurzeln 1. Ordnung noch verhältnismäßig viel Stärke vor.

Von etwa 600 Feinwurzeln wurden Schnittserien angefertigt und mit Gentiana-Violett angefärbt nach der in Abschnitt III geschilderten Methode, die auch einen Stärkenachweis erlaubt. Darüber hinaus erfolgte die Prüfung auf Stärke in Schnittserien auch nach den oben erwähnten Verfahren.

In den Feinwurzeln der Buchen konnte ebenso wie in den Hauptwurzeln eine Beziehung zwischen Mykorrhizafrequenz und Stärkevorkommen nicht erkannt werden. Stärke trat sowohl in Feinwurzeln stark verpilzter Pflanzen auf als auch in solchen mit nur geringer Mykorrhizafrequenz. Daher kann bei letzteren ein Assimilathunger nicht als Ursache für die verminderte Mykorrhizafrequenz in Betracht kommen.

Für einen Vorrat an Stärke in den Wurzeln aller Versuchspflanzen spricht auch folgende Beobachtung: Im Januar lag in den Haupt- und Feinwurzeln aller geprüften Buchen der Spiegel an löslichen Kohlenhydraten sehr hoch; die Werte übertrafen die des Sommers um das 2 - 3fache. Diese Zuckerzunahme wird induziert durch die sinkenden Temperaturen im Herbst und Winter und bewirkt u.a. die Frosthärte. Sie dürfte z.T. auf eine Hydrolyse der Wurzelstärke zurückzuführen sein (vgl. KRAMER und KOZLOWSKI 1960).

Ein gewisser Zusammenhang schälte sich dagegen heraus zwischen dem Stärkegehalt der Feinwurzeln und ihrem Alter. Die meristematischen Entwicklungsstadien der Wurzeln und die Zonen, in denen das Xylem erst schwach ausgebildet sowie die Endodermis noch nicht stärker verkorkt ist, enthalten häufig keine Stärke, einerlei ob ein Pilzmantel vorliegt oder nicht (siehe Abb. 5 und 15). Eine Ausnahme bilden lediglich einige Zellen der Kalyptra; denn auch unter einem Pilzmantel entwickelt sich die Wurzelhaube, die Statolithenstärke bleibt dann zunächst trotz des Pilzeinflusses oft noch erhalten.

In einiger Entfernung von der Wurzelspitze wandelt sich die Endodermis um. Die Suberineinlagerung wird verstärkt und der Gerbstoff-

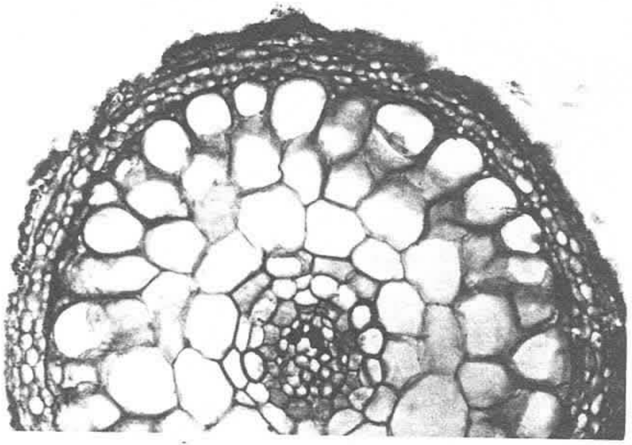


Abb. 15. Junge Buchenmykorrhiza mit einem plektenchymatischen Mantel und dem Hartigschen Netz zwischen den äußeren Rindenzellen. Der Zentralzylinder enthält keine Stärke. Vergr. 460

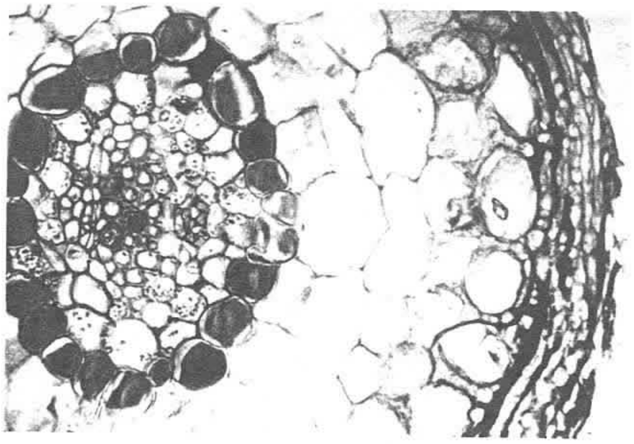


Abb. 16. Ältere Buchenmykorrhiza. Die durch Suberineinlagerung weitgehend impermeabel gewordene Endodermis ist als dunkler Ring im linken Bildteil erkennbar. Der Zentralzylinder enthält reichlich Stärke. Vergr. 560

gehalt steigt (vgl. VON GUTTENBERG 1940 und CLOWES 1951). Dieser Vorgang vollzieht sich sowohl an verpilzten als auch an unverpilzten Wurzeln und gehört demnach zum normalen Entwicklungsgang der Wurzel. Nach CLOWES (1951) erfolgt die Gerbstoffimprägnation der Endodermis bei verpilzten Wurzeln wegen des reduzierten Längenwachstums der Mykorrhizen in einem geringeren Abstand von der Pleromspitze als bei unverpilzten. Auch die zunächst noch wenig veränderten Durchlaßzellen unterliegen in einem späteren Stadium der geschilderten Umwandlung, so daß sich die gesamte Endodermis dann sehr kräftig anfärben läßt (vgl. Abb. 6, 16, 17, 18, 19). Der Zentralzylinder unter einer stark färbbaren Endodermis enthält nun oft Stärke (vgl. Abb. 6, 16, 17, 19).

Die geschilderten Beobachtungen, nämlich das Fehlen der Stärke in den Anfangsstadien der Wurzelentwicklung und ihr wiederholtes Auftreten unter der stärker suberin- und gerbstoffhaltigen Endodermis, lassen für unser Mykorrhizaproblem einige Schlüsse zu, die im Folgenden näher erörtert werden.

Die Suberineinlagerung in die Endodermis macht diese für einen Stofftransport sowohl aus dem Zentralzylinder in die Rinde als auch in umgekehrter Richtung sicherlich weitgehend unwegsam, so daß der Stoffaustausch zwischen der Rinde und dem Zentralzylinder in hohem Maße eingeschränkt oder gar ganz unterbunden wird. Damit dürften die Pilzpartner und vielleicht auch andere Bodenmikroorganismen im Bereiche dieser Wurzelpartien nicht mehr in der Lage sein, in die im Zentralzylinder ablaufenden Stoffwechselvorgänge einzugreifen und damit eventuell die Hydrolyse der Stärke anzuregen. Andererseits kann auch die Stärkeansammlung im Zentralzylinder durch die jetzt unterbundene Abgabe von Kohlenhydraten nach außen ihre Erklärung finden.

Die geschilderte Umwandlung der Endodermis geht dem "Abstoßen" der primären Rinde voraus (VON GUTTENBERG 1940). Die primäre Rinde unterliegt aber nicht sogleich der Abstoßung, sobald die Permeabilität der Endodermis eingeschränkt wird, sondern die Rindenzellen schrumpfen ganz allmählich - meistens beginnend in den peripheren Partien (Abb. 18) - und werden schließlich abgeschülfert. In verschiedenen Fällen ließ sich beobachten, daß dem Kollabieren des Rindengewebes neben der Veränderung der Endodermis auch eine erhebliche Wandverdickung der an die Endodermis grenzenden Rindenzellen vorausgeht. Dieses fällt besonders auf an den periklinen, dem Zentralzylinder zugewandten Wänden der Rindenzellen (Abb. 18). Die sekundär verdickten Wände bestehen im we-

Abb. 17.

Abb. 18.

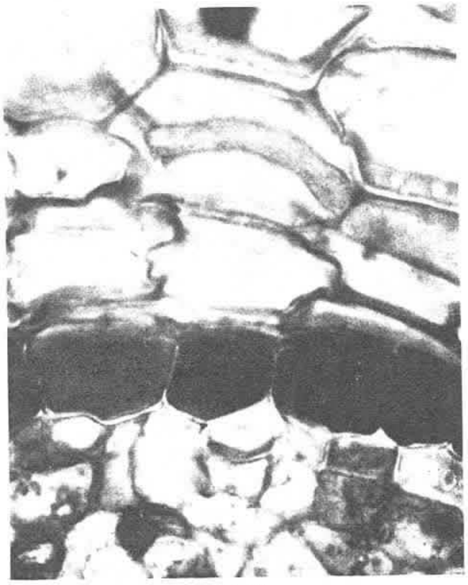


Abb. 19.

Abb. 17. Querschnitt durch eine pilzfreie Langwurzel der Buche nach dem Abstoßen der primären Rinde. Die Endodermis bildet jetzt die äußere Zellage der Wurzel. Der Zentralzylinder enthält Stärke. Vergr. 1100

Abb. 18. Querschnitt einer älteren Buchenmykorrhiza. Vor dem Abstoßen der primären Rinde und des Pilzmantels kollabieren oft die peripheren Rindenzellen, während die inneren Rindenzellen eine beträchtliche Zunahme ihrer Wandstärke erfahren können. Vergr. 1200

Abb. 19. Intrazellulare Infektion des Rindengewebes bei einer Buchenmykorrhiza mit stark gerbstoff- und suberinhaltiger Endodermis. Vergr. 1480

sentlichen aus Zellulose. Ob die Zelluloseablagerung und die Zunahme des Gerbstoffgehaltes der Endodermis als Abwehrreaktion der Pflanze aufzufassen ist, mag dahingestellt bleiben.

Bei der Birke beobachtete SCOTT (1928), daß die primäre Rinde abstirbt, sobald die Endodermis unter ihr stärker verkorkt.

Enthält das Rindengewebe einen Mykorrhizapilz, so wird für diesen mit der zunehmenden Impermeabilität der Endodermis der Nachschub an löslichen Kohlenhydraten aus dem Zentralzylinder unterbunden und er ist allein auf die Vorräte in der Rinde angewiesen, sofern er nicht die organische Substanz des Bodens auszunutzen vermag. In einigen Fällen ließ sich nun feststellen, daß mit einer stark färbbaren Endodermis eine intrazellulare Infektion des Rindengewebes einhergeht (Abb. 19), also eine ektendotrophe Mykorrhiza entsteht. Dabei erscheint das Rindengewebe oft noch völlig intakt und zeigt keine kollabierten Zellen, wie sie in späteren Stadien auftreten (Abb. 18).

Aus den Untersuchungen von NORKRANS (1950) geht hervor, daß manche Mykorrhizapilze (Vertreter der Gattung Tricholoma) befähigt sind, Zellulase zu bilden, wenn ihnen eine gewisse Menge an Startglukose zur Verfügung steht. Ähnliche Verhältnisse scheinen auch hier vorzuliegen, d.h. die Mykorrhizapilze durchbohren vermöge ihrer Zellulase-Produktion erst dann die Zellwand, wenn die verfügbaren Mengen an löslichen Kohlenhydraten weitgehend erschöpft sind, wie auch MELIN (1948, 1953), NORKRANS (1950) und BJÖRKMAN (1956) betonen. Eine Gegenwehr von seiten der Wirtspflanze dürfte in vorliegenden Fällen aber ausbleiben, da ein stoffwechselphysiologischer Zusammenhang des Rindengewebes mit der Pflanze wohl kaum noch besteht. Hierfür spricht auch das Fehlen von Verdauungserscheinungen, wie sie bei rein endotrophen Mykorrhizen in der Regel auftreten. Demnach erscheint es hier auch nicht angebracht, von einem Verschieben des symbiontischen Gleichgewichtes zu einem einseitigen Parasitismus bzw. zugunsten des Pilzpartners zu sprechen. BERGEMANN (1955) stellte eine ektendotrophe Infektion vornehmlich an herbstlichen Koniferen-Mykorrhizen fest und weniger an denen des Frühjahres. Vielleicht handelt es sich dabei z.T. um eine den geschilderten Beobachtungen entsprechende Erscheinung, denn manche ihrer sehr sorgfältigen Zeichnungen zeigen an den Herbstmykorrhizen im Gegensatz zu denen des Frühjahres Gerbstoffeinlagerungen in der Endodermis oder Wandverdickungen der Rindenzellen, die, wie bereits erwähnt, bei vorliegenden Untersuchungen oft gemeinsam mit einer

kräftig färbbaren Endodermis auftreten (Abb. 18). Deutlich parasitische Züge dürften dagegen die von BJÖRKMAN (1942), LINNEMANN (1955) sowie die von BERGEMANN (1955) an Koniferen in Sand beobachteten ektendotrophen Mykorrhizen tragen, denn genannte Autoren stellten fest, daß mit dem verstärkten Auftreten der ektendotrophen Mykorrhiza eine verminderte Wuchsleistung der Versuchspflanzen einherging.

Das Abstoßen der primären Rinde und damit des Pilzpartners scheint durch ungünstige Umweltbedingungen gefördert zu werden; denn im Anschluß an die Trockenperiode des Jahres 1959 wies ein beträchtlicher Teil der aus dem Freiland entnommenen Kurzwurzeln im mikroskopischen Bild eine stark färbbare Endodermis sowie eine geschrumpfte Rinde auf, während der Zentralzylinder noch keinerlei Schaden erkennen ließ.

An alten Korallenwurzeln von Cycas, die Blaualgen als Symbionten beherbergen, fanden WATANABE (1924) und SCHAEDE (1944) den oben dargestellten Vorgängen entsprechende Erscheinungen. Zwischen der Algenzone und der Endodermis bildet sich ein Periderm, das den Nährstofftransport unterbindet, so daß die gesamte Rinde einschließlich der von den Algen besiedelten Zone zugrunde geht.

Mit dem Abstoßen der primären Rinde entledigt sich die Pflanze im allgemeinen an den betreffenden Partien ihres Pilzpartners. Aber nicht immer braucht der Pilz dabei abzusterben, denn in einigen Fällen kollabierte nur die Rinde, während der Pilzmantel noch intakt erschien. Vielleicht handelt es sich dabei um einen auch zu rein saprophytischem Dasein befähigten Mykorrhizapilz (ROMELL 1938, LINDEBERG 1948, 1955).

Im Meristem der Wurzelspitzen und in den jüngeren Wurzelteilen, in denen die Endodermis noch keine stärkere Suberineinlagerung aufweist bzw. die Durchlaßzellen noch funktionstüchtig sind, besteht die Möglichkeit einer Stoffabgabe aus dem Zentralzylinder über das Rindengewebe an das Außenmedium oder an den Symbiosepartner. Daß nur die jüngeren Wurzelteile hierzu befähigt sind, zeigte auch FRENZEL (1960) an Helianthus, wo die Wurzeln nur bis zu einem Alter von maximal 7 Tagen organische Verbindungen in die Nährlösung abgeben.

Das Fehlen von Stärke in den jüngeren Wurzelpartien dürfte demnach darauf beruhen, daß der Mykorrhizapilz hier durch Entnahme von löslichen Kohlenhydraten die Stärkebildung im Zentralzylinder verhindert oder gar den Abbau bereits gebildeter Stärke induziert (vgl. Abschnitt VI). Dort, wo kein Pilzmantel vorliegt, regen eventuell auch Rhizo-

sphärenmikroorganismen die Pflanzen zur Exsudation von Zuckern an.

Außerdem besitzen die Wurzelspitzen selbst einen sehr großen Kohlenhydratbedarf; denn in ihrem Bereich findet eine sehr intensive Neubildung pflanzlicher Substanz statt. Hier erfolgt die stärkste Aufnahme von Nährstoffen, die zu einem beträchtlichen Teil sogleich am Aufnahmeort für die Synthesen organischer Stoffe verwandt werden (MOTHES und TREFFTZ 1954; CANNING und KRAMER 1958; LUNDEBERG 1961). Der infolge der Synthesen starke Verbrauch von Zuckern bzw. deren Abbauprodukten im Wurzelmeristem dürfte einen steilen Konzentrationsanstieg zu den älteren Wurzelteilen hervorrufen, weil der Transport in der Wurzelspitze ja von Zelle zu Zelle vor sich geht und die wirksameren Leitungsbahnen erst in einiger Entfernung davon angelegt werden. Daher wird die Zuckerkonzentration im Wurzelmeristem und den daran anschließenden jüngeren Teilen wohl kaum größere Ausmaße erreichen können und die eventuell vorhandene Stärke einer beschleunigten Hydrolyse unterliegen bzw. Stärke sich gar nicht erst bilden können. Hierauf wird am Schluß des folgenden Abschnittes noch näher eingegangen.

IX. Diskussion.

Die Beobachtungen der Mykorrhizaentwicklung am natürlichen Standort wurden vertieft durch Gewächshausversuche, bei denen die Pflanzen in dem verschiedenen Bodenmaterial unter im übrigen aber gleichen Bedingungen gezogen wurden. Dabei ergaben sich einige Resultate, die im Gegensatz stehen zu der weithin anerkannten BJÖRKMANschen Kohlenhydrattheorie. Vor allem die Humusstoffschicht der eutrophen Braunerde zeigte sowohl in den unbehandelten Kontrollen als auch nach Düngung nicht die geforderte enge Beziehung zwischen Mykorrhizafrequenz und Nährstoffgehalt des Bodens. Da sich jedoch deutlich ein Zusammenhang zwischen Zuckerspiegel und Mykorrhizafrequenz herausstellte, müssen entweder für ersteren andere Faktoren wichtiger sein als die Stickstoff- und Phosphorversorgung, wobei die Mykorrhizafrequenz dann von der Zukkermenge abhängt, oder die Mykorrhizapilze selbst müssen in der Lage sein, die Zuckerkonzentration in der Wurzel positiv zu beeinflussen.

Für die letztere Annahme fanden sich verschiedene Hinweise. So zeigte das Verhältnis der löslichen Kohlenhydrate von Sproß zu Wurzel eine ziemlich straffe Korrelation zur Mykorrhizafrequenz. Noch deutlicher wurde das Wirken des Pilzpartners sichtbar bei den Versuchen, in denen ein und dieselbe Pflanze in zwei Bodentypen wurzelte. Das vom

gleichen Sproß mit Assimilaten versorgte Wurzelwerk zeigte auf der nährstoffreichen Mullseite eine wesentlich höhere Mykorrhizafrequenz als auf der Podsolseite, und auf der stärker verpilzten Seite lag auch der Zuckerspiegel in den Feinwurzeln höher.

Über die Art und Weise, in welcher der Pilz seinen Wirt beeinflussen kann, finden sich in der Literatur verschiedene Angaben. SLANKIS (1949, 1951) zeigte, daß die charakteristische gedrungene Gabelform der zu Mykorrhizen umgewandelten Kurzwurzeln der Kiefer durch Stoffwechselprodukte des Pilzes ausgelöst wird und daß bei künstlicher Kultur pilzfreier Wurzeln Auxingaben die gleichen morphologischen Veränderungen bewirken. Daraus kann geschlossen werden, daß die Pilzpartner mit Hilfe von Wuchsstoffen auf ihren Wirt einwirken. MOSER (1959) und ULRICH (1960) erbrachten den Beweis, daß die Mykorrhizapilze wirklich zur Wuchsstoffsynthese befähigt sind. Ferner ist aber auch bekannt, daß eine Zufuhr von Auxinen in geeigneten Konzentrationen zur Pflanze u.a. eine gesteigerte Hydrolyse der Stärke zu löslichen Zuckern zur Folge hat, wobei nach CLELAND (1961) das Auxin entweder die Amylasen aktiviert oder die Translokation der Zucker von den Stärkespeichern beschleunigt. Ferner sollen die Wuchsstoffe einen fördernden Einfluß auf die Permeabilität des Plasmas ausüben (POHL 1961). Auch dieser Effekt erscheint u.U. von Bedeutung, worauf weiter unten noch näher eingegangen wird.

Weitere Aufschlüsse über das aktive Eingreifen des Pilzes in den Kohlenhydratstoffwechsel des Wirtes erbrachten die anatomischen Untersuchungen. In den jungen Wurzelteilen, in denen die Endodermis ihre Permeabilität noch weitgehend besitzt, fehlen meistens die Stärkereserven, die in den älteren Feinwurzeln wiederholt und in den Hauptwurzeln und Seitenwurzeln 1. Ordnung regelmäßig und in großer Menge im Zentralzylinder angetroffen werden. In den jungen Wurzeln steigt offenbar deshalb der Zuckergehalt nie bis zur für die Stärkebildung erforderlichen Konzentration an (WOLF 1958, S.895), weil neben dem hohen Kohlenhydratbedarf der rasch wachsenden Teile dieser Region eine Zuckerabgabe nach außen stattfindet, die der Pilz durch seine Auxinabscheidungen anregt. In den älteren Wurzelteilen schränkt die inzwischen impermeabel gewordene Endodermis die Stoffausscheidung erheblich ein und hindert auch den Pilzpartner, in diesen Bereichen unmittelbar in das Geschehen der Wurzel einzugreifen. Der Einfluß des Pilzes macht sich jedoch auf dem Wege über die jüngsten Wurzelpartien auch in den

älteren bemerkbar; denn die in jenen vom Pilze abgeschiedenen Wuchsstoffe dürften über den Zentralzylinder in die älteren Wurzelteile gelangen (vgl. SÖDING 1952) und hier ihre Wirkung entfalten.

Die ausgeführten Zuckeranalysen stützen diese Annahme. Hierzu dienten nämlich nicht nur die Wurzelspitzen allein, was bei der Vielzahl der durchzuführenden Analysen arbeitstechnisch gar nicht möglich wäre, sondern auch die daran anschließenden älteren Feinwurzelteile, wo die beiden Symbiosepartner wegen der impermeablen Endodermis kaum noch aufeinander einwirken können. Wenn parallel zu hohen Mykorrhizafrequenzen in den analysierten Feinwurzelmischproben große Zuckerkonzentrationen ermittelt wurden, so beruhen diese, wie verschiedene Testanalysen ergaben, weniger auf einem erhöhten Zuckergehalt der jüngeren Wurzelpartien, sondern vielmehr auf einem der älteren. Die pilzlichen Wuchsstoffe sind also wohl dorthin geleitet worden. Der Einwand, dieser Zuckerreichtum der älteren Wurzelteile könne möglicherweise auch dadurch entstanden sein, daß die impermeable Endodermis die Zuckerabgaben nach außen verhindert habe, wird entkräftet durch einen Vergleich mit wenig verpilzten Wurzelsystemen; denn auch in diesen verliert die Endodermis ihre Durchlässigkeit, ohne daß dieses eine entsprechende Erhöhung der Zuckerkonzentration zur Folge hat.

Der gehobene Zuckerspiegel in den stark verpilzten Feinwurzeln wirkt bei unvoreingenommener Betrachtungsweise überraschend, ist doch bekannt, daß der Mykorrhizapilz seiner Wirtspflanze erhebliche Zuckermengen entnimmt. Welches Ausmaß dieser Assimilatverlust annehmen kann, dürfte aus den Untersuchungen von TRANQUILLINI (1959) hervorgehen, der die CO_2-Jahresbilanz bei Pinus cembra an der alpinen Waldgrenze verfolgte und feststellte, daß die auf Grund des CO_2-Gaswechsels berechnete Substanzproduktion etwa das Dreifache des wirklich erreichten Wertes ausmacht. Die Differenz, also 2/3 des assimilierten CO_2, geht nach TRANQUILLINI vermutlich durch Abgabe an die Mykorrhiza und durch Wurzelausscheidungen verloren. Der von TRANQUILLINI berechnete Stoffverlust erscheint zwar sehr hoch, aber mit einer beträchtlichen Stoffentnahme durch den Mykorrhizapilz müssen wir rechnen. MELIN und NILSSON wiesen mit der Isotopenmethode nach, "daß die Mycorrhizapilze erhebliche Mengen von Kohlenstoffverbindungen aus den Baumwurzeln erhalten" (MELIN 1959).

Wie bereits beschrieben, kann die Zuckerentnahme ausschließlich an den jüngsten Feinwurzelteilen erfolgen, während in den älteren unter dem Einfluß des Pilzes eine Anreicherung von Zucker stattfindet. Es muß

also ein deutliches Gefälle der Zuckerkonzentration von der Hauptwurzel zu den Wurzelspitzen bestehen, das durch Zuckeranalysen einzelner Wurzelbereiche einer Buchenjungpflanze mit hoher Mykorrhizafrequenz nachgewiesen werden konnte. Es enthielten:

verpilzte jüngste Feinwurzelteile	2,30%	lösliche	Kohlenhydrate
ältere Feinwurzelteile	3,68%	"	"
Seitenwurzeln 1. Ordnung	3,99%	"	"
Hauptwurzel im unteren Teil	4,34%	"	"
Hauptwurzel im oberen Teil	5,05%	"	" .

Die Ergebnisse beziehen sich auf das Trockengewicht; würde das Frischgewicht als Bezugsbasis dienen, so entständen wegen des mit zunehmendem Wurzelalter vermehrten Holzanteiles und des dadurch bedingten geringeren Prozentsatzes an Wasser noch größere Unterschiede.

Auch die nicht zu Mykorrhizen umgewandelten Wurzelspitzen benötigen für ihren Bau- und Betriebsstoffwechsel erhebliche Zuckermengen, doch entfällt bei ihnen die Abgabe an den Mykorrhizapilz, so daß sie eine höhere Zuckerkonzentration aufweisen müßten. Derartiges konnte an drei Wurzelsystemen von Buchenjungpflanzen aus verschiedenen Böden bewiesen werden, bei denen jeweils nur die Mykorrhizen und Pseudomykorrhizen, also nur die ganz jungen Wurzelteile, getrennt auf ihren Zuckergehalt untersucht wurden. Dabei ergaben sich folgende Prozentwerte an löslichen Kohlenhydraten:

	Mykorrhizen	Pseudo-mykorrhizen	Differenz (Myk. = 100)
1. Pflanze	3,82	4,00	+ 5
2. Pflanze	1,23	1,40	+ 14
3. Pflanze	2,51	2,75	+ 10

Die Mykorrhizen enthielten also 5 - 14% weniger Zucker als die Pseudomykorrhizen desselben Wurzelsystems. Diese Unterschiede des Zuckergehaltes der echten und der Pseudomykorrhizen, das oben geschilderte steile Konzentrationsgefälle von der Hauptwurzel zu den letzten Wurzelverzweigungen sowie die hohen Zuckerwerte im gesamten Feinwurzelmaterial eines stark verpilzten Wurzelsystems erlauben den Schluß, daß der Mykorrhizapilz in der Wurzelspitze zwar den Zuckergehalt durch Entnahme für seinen eigenen Bedarf erniedrigt, gleichzeitig aber in den spitzenferneren Teilen eine Erhöhung des Zuckerspiegels induziert.

Die in vorliegender Arbeit ausgeführten Zuckeranalysen beweisen, daß der Mykorrhizapilz den Kohlenhydrathaushalt seiner Wirtspflanze erheblich beeinflußt, indem er durch seine Wuchsstoffabscheidung zu einer Erhöhung des Zuckerspiegels in der Wurzel beiträgt. Die Analysen fanden aber zu einem Zeitpunkt statt, an dem sich die Mykorrhizen bereits voll entfaltet hatten, so daß obige Aussage, streng genommen, nur für den zum Zeitpunkt der Analysen herrschenden Entwicklungszustand der Mykorrhizen gilt und daher die das Entstehen der Symbiose regulierenden Faktoren direkt nicht berührt. Aus dem Verhalten bzw. den Fähigkeiten des Pilzpartners in der Symbiose können wir allerdings mit gewissen Vorbehalten Rückschlüsse ziehen auf die Verhältnisse beim Eingehen der Symbiose und annehmen, daß der Pilz zu diesem Zeitpunkt gleiche Fähigkeiten hinsichtlich der Auxinbildung besitzt.

Diese Vermutung wird unterstützt durch den Nachweis der Wuchsstoffproduktion von Mykorrhizapilzen in Reinkultur, also ohne Anwesenheit der Wirtspflanze (vgl. weiter oben). Bei derartigen Versuchen standen den Pilzen allerdings hochwertige organische Verbindungen zur Verfügung, an denen im Boden u.U. ein Mangel herrschen kann.

Wenn im folgenden die Bedingungen für die Konstituierung einer Mykorrhiza näher erläutert werden sollen, so muß die Aufmerksamkeit auf jene Wurzelpartien gerichtet werden, an denen die ersten Anzeichen einer Mykorrhizabildung auftreten. Nach MELIN (1927) werden die Anfangsstadien einer Mykorrhiza zuerst an der Wurzelspitze sichtbar, die Wurzel nimmt dann eine etwa trommelschlägerartige Gestalt an (= B-Mykorrhiza nach MELIN). CLOWES (1951) beobachtete, daß der Pilz zunächst die Wurzeloberfläche in der Nähe ihrer Spitze mit einer einzelligen Lage eines Pseudoparenchyms stellenweise überzieht. Das Pseudoparenchym dehnt sich dann aus und nimmt an Dicke zu, und schließlich dringen Hyphen zwischen die noch jungen Epidermiszellen. WILSON (1951, zitiert nach HARLEY 1959) gibt an, daß die Mykorrhizabildung erst dann einsetzen kann, wenn die Wurzelspitze ein gewisses Stadium der Ausdifferenzierung erreicht hat. Bezüglich der Ausdifferenzierung einzelner Gewebeelemente (z.B. Endodermis, Verholzung des Xylems) im Bereich der Wurzelspitze unterscheidet WILSON drei Entwicklungsstadien, die jede einzelne Wurzel durchläuft. So liegen die ersten verholzten Xylemzellen im ersten Stadium 750 - 1340 µ von der Wurzelspitze entfernt, und im Stadium drei ist die Verholzung bis auf 87 µ an sie herangerückt.

Die Ausdifferenzierung nicht nur des Xylems, sondern auch anderer Gewebeelemente nähert sich mit zunehmendem Alter der Wurzel ihrer Spitze. Erst im 3. Entwicklungsstadium können sich die Wurzeln zu Mykorrhizen umwandeln. Diese Abhängigkeit des Beginns der Mykorrhizabildung vom Entwicklungszustand der Wurzel weist möglicherweise auf einige für die Mykorrhizainduktion wichtige Faktoren hin.

In den von WILSON beschriebenen ersten beiden Stadien dürfte infolge einer intensiven Produktion von Zellmaterial die Kohlenhydratversorgung recht angespannt sein und demzufolge ein sehr rascher Anstieg der Zuckerkonzentration zu den bereits ausdifferenzierten Partien der Wurzel bestehen, was auch bei anderen Pflanzenteilen mit starker Substanzvermehrung vorkommt (FISCHER 1958). Im 3. für die Mykorrhizabildung günstigen Stadium ist eine bessere Kohlenhydratversorgung möglich, denn einerseits verlangsamt sich das Wachstum und andererseits rückt die Ausdifferenzierung der Leitelemente näher an die Wurzelspitze heran, so daß damit auch das Konzentrationsgefälle an Zucker leichter ausgeglichen werden kann als bei einem Transport, der lediglich von Zelle zu Zelle erfolgt. Die in den einzelnen Stadien der Wurzelentwicklung offenbar ungleiche Geschwindigkeit des Zuckernachschubs und der daraus resultierende unterschiedliche Gehalt scheint also für den Beginn der Symbiose von Bedeutung zu sein.

Für die günstige Wirkung einer raschen Kohlenhydratzuleitung zu den wachsenden Wurzelspitzen sprechen auch einige Erfahrungen aus den Baumschulbetrieben. Dort erweist es sich oft als vorteilhaft, das Wurzelwerk der Jungpflanzen eine gewisse Zeit vor dem Umsetzen zu beschneiden, weil nach dem Auspflanzen dann weniger Ausfälle auftreten (vgl. BJÖRKMAN 1953, 1956, 1961). Der positive Effekt dieser Maßnahme scheint u.a. darauf zu beruhen, daß sie die Pflanzen zur Bildung neuen Gewebes anregt, das infolge seines direkten Anschlusses an ein verhältnismäßig leistungsfähiges Leitungsgewebe gut mit Kohlenhydraten versorgt und leicht in Mykorrhizen umgewandelt werden kann und das darüber hinaus eine höhere Kapazität zur Nährstoffaufnahme aufweisen dürfte als ältere Wurzeln. Im gleichen Sinne spricht der oft wesentlich stärkere Mykorrhizabesatz an den kurzen und dünnen Seitenwurzeln, die bei den Buchenjungpflanzen direkt aus dem oberen Teil der an Reservestoffen reichen Hauptwurzel entspringen und nicht, wie üblich, an den letzten Verzweigungen der Seitenwurzeln sitzen.

Die Energieversorgung der zur Symbiose strebenden Pilze scheint also,

wie es die BJÖRKMANsche Kohlenhydrattheorie besagt, das Kernproblem bei der Mykorrhizabildung darzustellen. Dabei muß aber betont werden, daß weniger die Zuckerkonzentration in der Gesamtwurzel als vielmehr die der Wurzelspitze entscheidend sein dürfte, d.h., daß dem Leitvermögen bzw. dem Entwicklungszustand der apikalen zur Mykorrhizabildung geeigneten Wurzelregion eine große Bedeutung zukommt.

Ein hoher Zuckergehalt im gesamten Wurzelsystem kann zwar dazu beitragen, das in der Wurzelspitze auftretende Zuckerdefizit rascher zu überbrücken, aber gerade die Möglichkeit eines schnellen Transportes zur Wurzelspitze scheint, wie aus den geschilderten anatomischen Untersuchungen von WILSON hervorgeht, eine wichtige Voraussetzung für das Entstehen einer Mykorrhiza zu bilden.

Über die Zuckerkonzentration in der Wurzelspitze wird neben der raschen Nachschubmöglichkeit auch der Nährstoffgehalt des Bodens entscheiden, besonders sein Stickstoffreichtum; denn wie bereits erwähnt, wird ein Großteil der absorbierten Nährstoffe sogleich in der aufnehmenden Zone zum Aufbau organischer Substanzen verwendet. Demnach dürfte auch der Nährstoffgehalt des Bodens im Sinne von BJÖRKMAN die Entstehung einer Mykorrhiza beeinträchtigen. Berücksichtigt man die geschilderten Beobachtungen und Überlegungen, so muß der Geltungsbereich der Kohlenhydrattheorie wohl von dem Gesamtwurzelsystem auf die einzelnen Wurzelspitzen verlagert werden. Außerdem beleuchtet die Kohlenhydrattheorie das Problem der Mykorrhizabildung nur von seiten der höheren Pflanze. Der Zuckergehalt in der Wurzelspitze wird aber sicherlich nicht allein von ihrem Baustoffwechsel und den anatomischen Gegebenheiten geregelt, sondern außer dem Zustand der Wirtspflanze werden auch andere Faktoren darüber entscheiden, ob eine Mykorrhiza entsteht oder nicht.

So geht man, wie schon angeführt, wohl nicht fehl in der Annahme, daß der Mykorrhizapilz mit Hilfe seiner Stoffwechselprodukte, besonders der Wuchsstoffproduktion, seine Wirtspflanze nicht nur n a c h Konstituierung einer Mykorrhiza beeinflußt, sondern daß diese Fähigkeit auch beim Zustandekommen der Mykorrhiza eine wichtige Rolle spielt. Die bekannten Veränderungen, die in einem mit Wuchsstoffen behandelten Pflanzenteil ablaufen, nämlich Anstieg der Zuckerkonzentration und Erhöhung der Permeabilität des Plasmas, wirken sich in jedem Falle insofern günstig aus, als der Mykorrhizapilz dadurch leichter in den Besitz der für ihn erforderlichen löslichen Kohlenhydrate gelangen kann.

Besonders durch die Zunahme der Permeabilität kann das Konzentrationsgefälle an Zuckern zur Wurzelspitze leichter überwunden werden. Nach SLANKIS (1949, 1959) sind zur künstlichen Erzeugung der für die Kiefernmykorrhizen charakteristischen Gabelverzweigungen Wuchsstoffmengen erforderlich (3,5 - 6γ/ml Nährlösung), die die normalen physiologischen Konzentrationen überschreiten und demnach erhebliche Veränderungen im Stoffwechsel der Wirtspflanze hervorrufen müssen.

Es ist durchaus denkbar, daß die Fähigkeit der Mykorrhizapilze zur Wuchsstoffproduktion durch verschiedene Boden- und Rhizosphärenbedingungen weitgehend abgewandelt werden kann, so daß die Eigenschaften des Bodens nicht nur auf dem Wege über den Zuckerhaushalt der Pflanze, sondern auch über die Wuchsstoffabscheidung der möglichen Pilzpartner Einfluß auf das Entstehen einer Mykorrhiza ausüben. So fand MOSER (1959), daß leicht angreifbare organische N-Verbindungen sowie Ammonsalze die Wuchsstoffproduktion hemmen, und er vermutet, daß eine derartige Hemmung auch unter natürlichen Bedingungen auftritt und vielleicht zur Erklärung der oft beobachteten Mykorrhizenarmut N-reicher Böden dienen kann.

Bei vorliegenden Untersuchungen enthielt die eutrophe Braunerde trotz ihres N- und P-Reichtums einen bedeutenden Mykorrhizabesatz, der auch nach N-Düngung nur wenig zurückging. Der Zuckerspiegel in der Wurzelspitze lag demnach nicht derart niedrig, daß eine Mykorrhizabildung unmöglich war. Der Zuckerverbrauch durch eine intensive Eiweißsynthese mußte also wohl ausgeglichen werden durch erhöhten Nachschub, und die Annahme scheint berechtigt, daß der die Mykorrhiza ungünstig beeinflussende Faktor, nämlich der N-Überschuß, kompensiert wurde durch den die Mykorrhiza fördernden Faktor, nämlich die Wuchsstoffabscheidung der Mykorrhizapilze. Letztere scheint damit in diesem Bodentyp ein besonderes Gewicht zu besitzen. Gerade die eutrophe Braunerde mit ihrem überaus reichen Bodenleben dürfte auch den Mykorrhizapilzen günstige Bedingungen bieten, einerseits wegen eines erhöhten Vitamingehaltes, andererseits wegen der möglichen Hilfeleistung anderer Mikroorganismen bei der Wuchsstoffbildung (vgl. MOSER 1959).

Für die Unterstützung, die die Pilze durch eine sehr tätige Begleitflora erfahren, spricht auch die am natürlichen Standort optimale Mykorrhizaentfaltung in der Vermoderungsschicht aller Bodentypen, in der sich ja ein rascher Stoffabbau vollzieht (Tab. 2). Die in dieser Schicht im Vergleich zum B-Horizont und teilweise auch der H-Schicht

oft stärkeren morphologischen Umwandlungen der Kurzwurzeln (größerer Durchmesser) deuten ebenso wie der relativ größere Zuckergehalt der Feinwurzeln (Abb. 12) auf eine erhöhte Wuchsstoffproduktion der Pilzpartner hin.

Die Auffassung, daß in den Vermoderungsschichten die Wuchsstoffproduktion nicht nur der Mykorrhizapilze, sondern auch anderer Mikroorganismen stärker ist als in den übrigen Schichten oder Horizonten, wird möglicherweise unterstützt durch die relativen Wurzellängen, d.h. die pro cm^2 Blattfläche angelegte Wurzellänge. Diese verhält sich in den einzelnen Schichten nämlich wie folgt (MEYER 1961):

Tab. 9. Relative Wurzellängen der einjährigen in den ungedüngten Böden aufgezogenen Buchen.

Schicht	Bodentyp	relative Wurzellänge
	eutrophe Braunerde	3,3
Vermoderungsschicht	podsolige Braunerde	5,8
	Podsol	7,1
	eutrophe Braunerde	6,3
Humusstoffschicht	podsolige Braunerde	7,8
	Podsol	15,9
	eutrophe Braunerde	14,9
B-Horizont	podsolige Braunerde	15,1
	Podsol	20,7

Die relative Wurzellänge wird in erster Linie vermindert durch den Nährstoff-, besonders den N-Gehalt der Versuchsböden. Da in der Vermoderungsschicht wegen eines weiteren C/N-Verhältnisses weniger Stickstoff mineralisiert und damit pflanzenverfügbar wird als in der Humusstoffschicht der Braunerden mit ihrem engeren C/N-Verhältnis (vgl. Tab. 2), wäre denkbar, daß eine höhere Wuchsstoffproduktion der Mikroorganismen die Reduktion der relativen Wurzellänge in der Vermoderungsschicht mitbedingt (vgl. SÖDING 1952).

In ärmeren Böden oder Bodenschichten mit einem wenig aktiven Bodenleben scheinen für die Wuchsstoffproduktion nicht so günstige Voraus-

setzungen wie in der F-Schicht vorzuliegen, so daß damit diesem Faktor eine weniger dominierende Rolle zufällt und die Mineraldüngung eine größere Bedeutung für die Mykorrhizainduktion erlangt. In der Humusstoffschicht und im B-Horizont der podsoligen Braunerde und besonders des Podsols war der Rückgang der Mykorrhizafrequenz nach N- und P-Düngung ja wesentlich ausgeprägter als in der eutrophen Braunerde.

Aus den vorliegenden Erörterungen geht hervor, daß bei der Regulierung des Zuckergehaltes in den für eine Mykorrhizabildung geeigneten Wurzelpartien und damit für die Mykorrhizainduktion sowohl die Wuchsstoffproduktion des Mykorrhizapilzes als auch die Mineralstoffversorgung eine wichtige Rolle spielen. Die Bedeutung dieser beiden Faktoren wird je nach den herrschenden Umweltbedingungen eine unterschiedliche sein. In den mikrobiell hoch aktiven Böden oder Bodenschichten dürfte der Wuchsstoffproduktion eine größere Bedeutung zukommen, in einem mikrobiell weniger tätigen Boden dem Nährstoffüberschuß.

Eine bereits vorhandene Mykorrhiza scheint bei der Induzierung einer Mykorrhiza am Wurzelzuwachs in entsprechender Weise zu wirken wie eine aktive Begleitflora. Hierauf weist die höhere Mykorrhizafrequenz am Wurzelneuzuwachs der erst im 2. Jahr gedüngten Buchen hin im Vergleich zu den im ersten Jahr gedüngten Pflanzen. Im gleichen Sinne spricht auch bei den Pflanzen, deren Wurzelsystem sich sowohl im Mull als auch im Rohhumus ausbreitete, die gegenüber den Kontrollen erhöhte Wurzelverpilzung auf der Rohhumusseite. Die Wuchsstoffabscheidung der Mykorrhizapilze auf der Mullseite dürfte sich also auch auf der Rohhumusseite ausgewirkt und die Bedingungen für das Entstehen von Mykorrhizen verbessert haben. Diese Erfahrungen weisen darauf hin, daß an einem Wurzelsystem, das bereits einige Mykorrhizen enthält, günstigere Voraussetzungen für die Anlage weiterer Mykorrhizen bestehen als an noch ganz unverpilzten Wurzeln, weil durch die Auxinproduktion der Pilzpartner einerseits das Längenwachstum der Wurzeln reduziert und andererseits der Zuckergehalt erhöht wird.

Die in der Einleitung dieser Arbeit gestellte Frage, welche Faktoren die unterschiedliche Wurzelverpilzung in den einzelnen Böden verursachen, läßt sich jetzt folgendermaßen beantworten: Alle Faktoren, die es dem Mykorrhizapilz erleichtern, die für ihn notwendigen organischen Verbindungen von der höheren Pflanze zu erlangen, fördern die

Mykorrhizabildung. Mit dieser weiter gefaßten Formulierung lassen sich bezüglich der Mykorrhizainduzierung sowohl die Ergebnisse anderer Autoren als auch die eigenen zwanglos erklären.

Die folgenden Voraussetzungen müssen für die Mykorrhizabildung erfüllt sein:

1.) auf seiten des Pilzes:

a) Anwesenheit passender Pilzpartner (MELIN 1917, KESSELL 1927, ROELOFFS 1930, HATCH 1936, WHITE 1941, McCOMB 1943, MIKOLA 1953, BRISCOE 1959).

b) Aktivität im weiteren Sinne. Voraussetzung für eine aktive Mykorrhizapilzflora sind bestimmte Bodeneigenschaften (siehe unter 3.), ferner das Fehlen spezifischer Hemmstoffe, wie sie im Rohhumus oder in Heideböden auftreten können (MELIN 1925, BRIAN, HEMMING und McGOWAN 1945, BRIAN 1949) oder in der frischen Waldstreu (MELIN 1946).

c) Bestimmte Stoffwechseläußerungen müssen zu denen des Wirtes passen. Hierzu gehört z.B. die Wuchsstoffproduktion. Diese wird gemindert durch ein reichliches Vorkommen bestimmter organischer N-Verbindungen und Ammonsalze im Substrat, gefördert durch verschiedene Rhizosphärenorganismen (MOSER 1959).

d) Der saprophytische Erwerb von durch den Mykorrhizapilz leicht aufschließbaren organischen Verbindungen muß erheblich erschwert sein. Eine geringe Menge derartiger Stoffe aber scheint die Mykorrhizabildung zu begünstigen. In diesem Zusammenhang sei an die Flechten erinnert, wo die Pilze zu selbständiger Lebensweise übergehen können, sobald ein nährstoffreiches Substrat vorliegt (THOMAS 1939).

2.) auf seiten der höheren Pflanze:

a) Vorkommen von jungen Wurzeln in einem bestimmten Entwicklungsstadium (WILSON 1951). Vielleicht beruht der starke Rückgang der Wurzelverpilzung nach der Strangulierung des Sprosses dreijähriger Kiefern (BJÖRKMAN 1944) nicht nur auf einem Zuckerdefizit in der Wurzel, sondern auch auf dem Mangel junger zur Mykorrhizabildung fähiger Wurzeln, denn als Folge der Strangulierung wurde das Wurzelwachstum weitgehend eingeschränkt.

b) Ein genügend hoher Gehalt an löslichen Kohlenhydraten in den für die Mykorrhizabildung geeigneten jungen Wurzelteilen. Optimale Assimilationsbedingungen (BJÖRKMAN 1942, HARLEY und WAID 1955, WENGER 1955, HACSKAYLO und SNOW 1959) sowie die Wuchsstoffproduktion der Pilzpartner wirken sich hierauf positiv aus, Stickstoffüber-

schuß negativ (BJÖRKMAN 1942, HACSKAYLO und SNOW 1959). Ob das Licht nur über die Kohlenhydratproduktion das Entstehen von Mykorrhizen fördert oder auch durch die Bildung von anderen die Mykorrhiza begünstigenden Verbindungen, etwa bestimmten Wirkstoffen, bleibt offen.

c) Anwesenheit und (bzw.) Abscheidung von speziellen den Mykorrhizapilz stimulierenden Stoffen, z.B. M-Faktor (MELIN 1954).

d) Die Abwehrkräfte der höheren Pflanze müssen gegenüber dem Eingang suchenden Pilz ein bestimmtes Maß besitzen. Sie dürfen nicht zu hoch sein, daß der Pilz vernichtet wird, aber auch nicht so gering, daß die Pflanze durch den Pilz Schaden erleidet.

3.) im Boden:

a) Bodeneigenschaften, die den Mykorrhizapilzen günstige Lebensbedingungen bieten, wie gute Durchlüftung, ein für die betreffende Pilzart optimaler pH-Wert (MELIN 1925, MODESS 1942, LOBANOW 1960), Wassergehalt (WORLEY und HACSKAYLO 1959) u.a.. Bezüglich der Bodenreaktion muß betont werden, daß durchaus nicht alle Mykorrhizapilze sich in schwach sauren Böden optimal entfalten, sondern daß Mykorrhizapilze auch in neutralen und schwach alkalischen Böden günstige Lebensbedingungen finden können (vgl. RICHARDS 1961).

b) Die für die höhere Pflanze erforderlichen Bodenbedingungen sind teils identisch mit a), darüber hinaus spielt der Nährstoffgehalt eine besondere Rolle. Stärkerer Nährstoffmangel schwächt die höhere Pflanze, so daß sich das symbiontische Gleichgewicht nicht einstellen kann, N- und P-Überschuß fördert die Eiweißsynthese in der Pflanze und setzt damit nach BJÖRKMAN (1942) den Spiegel an löslichen Kohlenhydraten herab. Für das Zustandekommen einer Mykorrhiza erscheint nach vorliegenden Untersuchungen aber lediglich der Zukkergehalt der Wurzelspitze von Bedeutung.

Die aufgeführten drei Faktorengruppen sind in ihrer Wirkung innig miteinander verzahnt und besitzen je nach den herrschenden Bedingungen eine unterschiedliche Bedeutung. Stets wird derjenige Faktor die Mykorrhizabildung am stärksten verzögern, der es dem Pilz jeweils am meisten erschwert, Assimilate der höheren Pflanze in hinreichender Menge zu erlangen und für den eigenen Bedarf zu nutzen.

Zusammenfassung.

In drei Bodentypen (eutrophe Braunerde, podsolige Braunerde und

Podsol) wurden Häufigkeit und Aussehen der Mykorrhizen in den einzelnen Schichten des A-Horizontes sowie im B-Horizont untersucht. In der mikrobiell sehr aktiven Vermoderungsschicht aller Bodentypen bestehen die günstigsten Voraussetzungen für das Entstehen von Mykorrhizen. Diese fallen aber in der Vermoderungsschicht der eutrophen Braunerde wegen der infolge rascher Streuzersetzung nur geringen Schichtmächtigkeit wenig auf und treten in der entsprechenden Schicht des Podsols, die sich nur langsam zersetzt, deutlich hervor. In der Humusstoffschicht und im B-Horizont sinkt die Mykorrhizafrequenz parallel zur mikrobiellen Aktivität von der eutrophen Braunerde zum Podsol.

Mineraldüngung (in erster Linie Stickstoff und Phosphor) vermindert die Intensität der Wurzelverpilzung einjähriger Buchen- und Fichtensämlinge, und zwar besonders stark im Podsol, weniger ausgeprägt in der eutrophen Braunerde. Bei zweijährigen Versuchspflanzen mit bereits ausgebildeter Mykorrhiza ändert sich die Mykorrhizafrequenz nach Düngung weniger als bei einjährigen Sämlingen. Nach dem Aussetzen der Mineraldüngung kann sich die Mykorrhiza mehr oder weniger rasch regenerieren.

Zwischen dem Grad der Wurzelverpilzung und dem Zuckergehalt der Feinwurzeln besteht eine positive mittelstarke Korrelation (bei den im Freien gehaltenen Pflanzen). Die Versuchsergebnisse deuten darauf hin, daß sich der Mykorrhizapilz durch seine Wuchsstoffabscheidung aktiv an der Erhöhung des Zuckerspiegels in den Feinwurzeln beteiligt. Mit zunehmendem Mykorrhizabesatz steigt der Quotient aus der Zuckermenge in Sproß und Wurzel. Dabei weisen die Wurzeln aus der Vermoderungsschicht im Verhältnis zum Sproß höhere Zuckerwerte auf als die aus der Humusstoffschicht oder gar dem B-Horizont. Die in der Vermoderungsschicht sehr zahlreich vorkommenden Mikroorganismen scheinen die Mykorrhizapilze in ihrer Wuchsstoffproduktion zu unterstützen und damit zur Erhöhung des Zuckerspiegels in den Feinwurzeln beizutragen. Die bessere Energieversorgung der Mykorrhizapilze dürfte sich auch günstig auf ihre Fähigkeit auswirken, Nährstoffe für die Wirtspflanze aufzunehmen. Im humusarmen B-Horizont mit seinem schwachen Mikroorganismenbesatz vermögen die Mykorrhizapilze nicht zu einer so ausgeprägten Steigerung des Vorrates an löslichen Kohlenhydraten beizutragen, wodurch ihre Zuckerversorgung erschwert wird. Infolge schlechterer Ernährungsbedingungen, die sich u.a. in den oft dünneren Pilzmänteln äußern, unterstützen sie ihre Wirtspflanze auch weniger.

Der Stickstoff- und Phosphorreichtum der eutrophen Braunerde verursachte bei vorliegenden Versuchen keine Erniedrigung des Zuckerspiegels der Wurzeln und damit der Mykorrhizafrequenz im Sinne der BJÖRKMANschen Kohlenhydrattheorie, sondern die Wurzeln in diesem Bodentyp besaßen eine hohe Zuckerkonzentration, die auf die Auxinabscheidung der Mykorrhizapilze zurückgeführt werden muß. Den Beweis hierfür lieferte ein Versuch, bei dem sich das Wurzelsystem ein und derselben Pflanze sowohl im Mull als auch im Rohhumus ausbreitete. Die Wurzelpartie im Mull wies einen höheren Mykorrhizabesatz und Zukkergehalt auf als die im Rohhumus.

Die jüngeren Feinwurzeln mit einer noch permeablen Endodermis enthalten meistens keine Stärke, weil hier neben einem beträchtlichen Eigenbedarf an Kohlenhydraten für den Baustoffwechsel die Pilzpartner bzw. andere Rhizosphärenmikroorganismen eine Zuckerabgabe induzieren, so daß sich Stärke gar nicht erst bildet. Diese tritt aber oft im Zentralzylinder älterer Feinwurzeln mit weitgehend undurchlässiger Endodermis auf. Die eingeschränkte Permeabilität der Endodermis bewirkt ein Nachlassen des Stofftransportes in die primäre Rinde, so daß diese allmählich zugrunde geht und damit auch der Pilzpartner von der Wirtspflanze in stoffwechselphysiologischer Hinsicht getrennt wird. In Feinwurzeln mit impermeabler Endodermis wurde in einigen Fällen neben der interzellularen auch eine intrazellulare Ansiedlung des Mykorrhizapilzes beobachtet, wahrscheinlich eine Folge der verminderten Stoffzufuhr in die Rinde.

Die für die Mykorrhizainduktion wesentlichen Voraussetzungen werden diskutiert. Alle Faktoren, die es dem Mykorrhizapilz erleichtern, die für ihn notwendigen organischen Verbindungen von der höheren Pflanze zu erlangen, fördern die Mykorrhizabildung. Dabei kommen Faktoren auf seiten der höheren Pflanze und des Mykorrhizapilzes sowie Bodenfaktoren in Betracht, die alle innig miteinander verzahnt sind und deren Bedeutung je nach den im übrigen herrschenden Bedingungen variiert. Bei hinreichender Assimilation scheint in Substraten mit einer sehr aktiven Mikroflora, wie die Vermoderungsschicht aller Bodentypen und der Mull, die Wuchsstoffproduktion des Pilzpartners als bestimmender Faktor für die Mykorrhizabildung zu dominieren, in mikrobiell weniger tätigen Böden ein eventueller N- oder P-Überschuß.

Herrn Prof. Dr. J. Weck danke ich für das hilfsbereite Interesse, das er dieser Arbeit entgegenbrachte, sowie für die großzügig gewähr-

te Freiheit. Ferner danke ich den technischen Assistentinnen Fräulein L. Hess und Fräulein M. Schmekal für ihre gewissenhafte Mitarbeit bei den Versuchen. Ein Teil der Untersuchungen wurde gefördert durch ERP-Mittel. Für die Bereitstellung dieser Mittel schulde ich dem zuständigen Bundesministerium Dank.

Literatur.

ALEXANDER, T.R.: Carbohydrates of bean plants after treatment with indolacetic acid. Plant Physiol. 13, 845 - 858 (1938).

BAUSOR, S.S.: Effect of growth substances on reserve starch. Bot. Gaz. 104, 115 - 121 (1942).

BELOSERSKI, A.N. und N.I. PROSKURJAKOW: Praktikum der Biochemie der Pflanzen. Berlin 1956.

BERGEMANN, J.: Die Mykorrhiza-Ausbildung einiger Koniferen-Arten in verschiedenen Böden. Zeitschr. f. Weltforstwirtsch. 18, 184 - 202 (1955).

BJÖRKMAN, E.: Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. Symb. bot. upsal. 6 (2), 1 - 190 (1942).

-- The effect of strangulation on the formation of mycorrhiza in pine. Svensk bot. Tidskr. 38, 1 - 14 (1944).

-- Factors arresting early growth of the spruce after plantation in Northern Sweden. (Swed., engl. Zus.). Norrl. Skogsvårdsf. Tidskr. S. 285 - 316 (1953).

-- Über die Natur der Mykorrhizabildung unter besonderer Berücksichtigung der Waldbäume und die Anwendung in der forstlichen Praxis. Forstw. Cbl. 75, 265 - 286 (1956).

-- The influence of ectotrophic mycorrhiza on the development of forest tree plants after planting. Vortrag auf dem Kongress des Internationalen Verbandes Forstlicher Forschungsanstalten in Wien 1961.

BORTHWICK, H.A., K.C. HAMNER und M.W. PARKER: Histological and microchemical studies of the relations of tomato plants to indolacetic acid. Bot. Gaz. 98, 491 - 519 (1937).

BRIAN, P.W.: Studies on the biological activity of griseofulvin. Ann. of Bot. 13, 59 - 78 (1949).

BRIAN, P.W., H.G. HEMMING und J.C. McGOWAN: Origin of a toxicity to mycorrhiza in Wareham heath. Nature 155, 637 - 638 (1945).

BENDZ, G.: Gallic acid isolated from water extracts of litter from Acer platanoides. Physiol. Plant. 9, 243 - 246 (1956).

BRISCOE, C.B.: Early results of mycorrhizal inoculation of pine in Puerto Rico. The Caribbean Forester 20, 73 - 77 (1959).

CANNING, R.E. und P.J. KRAMER: Salt absorption and accumulation in various regions of roots. Am. J. Bot. 45, 378 - 382 (1958).

CLELAND, R.E.: The relation between auxin and metabolism. In: RUHLAND, Handb.d.Pflanzenphys. Bd. 14, 754 - 783 (1961).

CLOWES, F.A.L.: The structure of mycorrhizal roots of Fagus sylvatica. New Phytol. 50, 1 - 16 (1951).

DOMINIK, T.: Synopsis of a new classification of the ectotrophic mycorrhizae established on morphological and anatomical characteristics. Mycophathologia et myc. appl. 11, 359 - 367 (1959).

-- Studien über den Mykotrophismus der Fichte - Picea excelsa (Lam.) Lk. in Polen. (pol., dtsch. Zus.). Prace Inst. Bad. Leśn. Nr. 209, 1 - 44 (1961).

DOMINIK, T., A. NESPIAK und R. PACHLEWSKI: Untersuchungen über den Mykotrophismus der Pflanzenassoziationen der höchsten Teile der Fichtenwälder im Tatragebirge. (Poln., dtsch. Zus.). Acta Soc. bot. Polon. 23, 487 - 504 (1954).

FISCHER, H.: Der Transport der Kohlenhydrate. In: RUHLAND, Handb. d. Pflanzenphys. Bd. VI, 924 - 934 (1958).

FRANK, A.B.: Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. dtsch. bot. Ges. 3, 128 - 145 (1885).

-- 1892, zitiert in MELIN 1925.

FRENZEL, B.: Zur Ätiologie der Anreicherung von Aminosäuren und Amiden im Wurzelraum von Helianthus annuus L.. Planta 55, 169 - 207 (1960).

GUTTENBERG, H. von: Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. In: LINSBAUER, Handb. d. Pflanzenanatomie II. Abt.,3. Teil, Bd. 8. Berlin 1940.

HACSKAYLO, E. und A.G. SNOW: Relation of soil nutrients and light to prevalence of mycorrhizae on pine seedlings. Northeastern For. Exp. Stat. Paper Nr. 125, 1 - 13 (1959).

HARLEY, J.L.: The biology of mycorrhiza. London 1959.

HARLEY, J.L. und J.S. WAID: The effect of light upon the roots of beech and its surface population. Plant and Soil 7, 96 - 112 (1955).

HATCH, A.B.: The rôle of mycorrhizae in afforestation. Jour. Forestry 34, 22 - 29 (1936).

-- The physical basis of mycotrophy in the genus Pinus. The Black Rock For. Bull. 6, 168 pp. (1937).

KELLER, H.G.: Untersuchungen über das Wachstum von Cenococcum graniforme (Sow.) Ferd. et Winge auf verschiedenen Kohlenstoffquellen. Diss. Zürich 1952.

KESSELL, S.L.: Soil organisms. The dependence of certain pine species on a biological soil factor. Emp. Forest. Jour. 6, 70 - 74 (1927).

KRAMER, P.J. und Th.T. KOZLOWSKI: Physiology of trees. New York, Toronto, London 1960.

KUBIENA, W.L.: Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. Stuttgart 1953.

LEVISOHN, I.: Review of E. BJÖRKMAN'S "Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte.". Forestry 20, 91 - 93 (1946).

-- Forking in pine roots. Nature 169, 715 (1952).

LIHNELL, D.: Cenococcum graniforme als Mykorrhizabildner von Waldbäumen. Symb. bot. upsal. 5 (2), 1 - 18 (1942).

LINDEBERG, G.: On the occurence of polyphenol oxidases in soil-inhabiting Basidiomycetes. Physiol. Plant. 1, 196 - 205 (1948).

-- Ligninabbau und Phenoloxydasebildung der Bodenhymenomyceten. Zeitschr. Pflanzenern., Düngung u. Bdkd. 69 (114), 142 - 150 (1955).

LINNEMANN, G.: Untersuchungen über die Mykorrhiza von Pseudotsuga taxifolia Britt.. Zbl. f. Bakt. II. Abt. 108, 398 - 410 (1955).

LOBANOW, N.W.: Mykotrophie der Holzpflanzen. Berlin 1960.

LUNDEBERG, G.: Accumulation and distribution of phosphorus in pine

seedlings (Pinus silvestris L.). Kungl. Skogshögskolans Skr. Nr. 38, 1 - 26 (1961).

McCOMB, A.L.: Mycorrhizae and phosphorus nutrition of pine seedlings in a prairie soil nursery. Iowa State Agr. Exp. Sta., Res. Bull. 314, 581 - 612 (1943).

MELIN, E.: Studien über die norrländische Moorboden-Vegetation. (Schwed.) Norrl. Handbibl. 7, 1 - 426 (1917).

-- Experimentelle Untersuchungen über die Birken- und Espenmykorrhiza und ihre Pilzsymbionten. Svensk. bot. Tidskr. 17, 479 - 520 (1923).

-- Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Jena 1925.

-- Studien über die Entwicklung der Nadelbaumpflanze in Rohhumus. II. Die Ausbildung der Mykorrhiza bei der Kiefernpflanze in verschiedenen Rohhumusformen. (Schwed., dtsch. Zus.). Meddel. Stat. Skogsförs. anst. 23, 433 - 494 (1927).

-- Der Einfluß von Waldstreuextrakten auf das Wachstum von Bodenpilzen mit besonderer Berücksichtigung der Wurzelpilze von Bäumen. Symb. bot. upsal. 8 (3), 1 - 116 (1946).

-- Recent advances in the study of tree mycorrhiza. Trans. Brit. Mycol. Soc. 30, 92 - 99 (1948).

-- Physiology of mycorrhizal relations in plants. Ann. Rev. of Plant Phys. 4, 325 - 346 (1953).

-- Growth factor requirements of mycorrhizal fungi of trees. Svensk bot. Tidskr. 48, 86 - 94 (1954).

-- Mycorrhiza. In: RUHLAND, Handb. der Pflanzenphys. Bd. XI, 605 - 638 (1959).

-- und H. NILSSON: Transfer of labelled nitrogen from glutaminic acid to pine seedlings through the mycelium of Boletus variegatus (Sw.) Fr.. Nature 171, 134 (1953).

-- und --: Transport of C^{14}-labelled photosynthate to the fungal associate of pine mycorrhiza. Svensk bot. Tidskr. 51, 166 - 186 (1957).

MEYER, F.H.: Untersuchungen über die Aktivität der Mikroorganismen in Mull, Moder und Rohhumus. Arch. Mikrobiol. 33, 149 - 169 (1959).

-- Vergleich des mikrobiellen Abbaus von Fichten- und Buchenstreu auf verschiedenen Bodentypen. Arch. Mikrobiol. 35, 340 - 360 (1960).

-- Die Entwicklung von Buchenjungpflanzen in unterschiedlichem Bodenmilieu. Ber. dtsch. bot. Ges. 74, 292 - 299 (1961).

MIKOLA, P.: On the physiology and ecology of Cenococcum graniforme. Comm. Inst. For. Fenniae 36 (3), 1 - 104 (1948).

-- An experiment on the invasion of mycorrhizal fungi into prairie soil. Karstenia II, 33 - 34 (1953).

MODESS, O.: Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte. Symb. bot. upsal. 5 (1), 1 - 146 (1941).

MOSER, M.: Die künstliche Mykorrhizaimpfung an Forstpflanzen. Forstw. Cbl. 77, 32 - 40 (1958).

-- Beiträge zur Kenntnis der Wuchsstoffbeziehungen im Bereich ectotropher Mykorrhizen. Arch. Mikrobiol. 34, 251 - 269 (1959).

MOTHES, K. und G. TREFFTZ: Die Stickstoffernährung der Pflanzen über

die Blätter und ihre Bedeutung für die Alkaloidsynthese. Naturw. 41, 382 - 383 (1954).

MÜLLER, P.E. und F. WEISZ: Über die Einwirkung des Kalkes auf Buchenrohhumus. Naturw. Z. Land- und Forstw. 5, 52 - 65, 154 - 170, 185 - 202, 225 - 249 (1907).

NEMEC, B.: Über inverse Tinktion. Ber. dtsch. bot. Ges. 24, 528 - 531 (1906).

NORKRANS, B.: Studies in growth and cellulolytic enzymes of Tricholoma. Symb. bot. upsal. 11 (1), 1 - 126 (1950).

PAECH, K. und M.V. TRACEY: Moderne Methoden der Pflanzenanalyse. Bd. II. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1955.

POHL, R.: Die Wirkung der Wuchsstoffe auf das Plasma. In: RUHLAND, Handb. d. Pflanzenphys. Bd. 14, 729 - 742 (1961).

RAYNER, M.C.: Mycorrhiza in relation to forestry. I. Researches on the genus Pinus with an account of experimental work in a selected area. Forestry 8, 96 - 125 (1934).

REXHAUSEN, L.: Über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen. Beitr. z. Biol. d. Pfl. 14, 19 - 58 (1920).

RICHARDS, B.N.: Soil pH and mycorrhiza development in Pinus. Nature 190, 105 - 106 (1961).

ROELOFFS, J.W.: Over kunstmatige verjonging van Pinus merkusii Jungh. et de Vr. en Pinus khasya Royle. Tectona 23, 874 - 907 (1930).

ROMELL, L.G.: A trenching experiment in spruce forest and its bearing on problems of mycotrophy. Svensk bot. Tidskr. 32, 89 - 99 (1938).

-- The ecological problem of mycotrophy. Ecology 20, 163 - 167 (1939).

ROSENTHALER, L.: Grundzüge der chemischen Pflanzenuntersuchung. Berlin 1928.

SCHAEDE, R.: Über die Korallenwurzeln der Cycadeen und ihre Symbiose. Planta 34, 98 - 124 (1944).

-- Pflanzliche Symbiosen. 2. Aufl., Jena 1948.

SCHMIDT, E.L. und R.L. STARKEY: Soil microorganisms and plant growth substances II. Soil Science 71, 221 - 231 (1951).

SCOTT, L.J.: The root as an absorbing organ. II. The delimination of the absorbing zone. New Phytol. 27, 141 - 174 (1928).

SIRÉN, G. und F. BERGMAN: Mycorrhizal fungi and our forest trees (Finn., engl. Zus.). Skogsbruket 21, 39 - 43 (1951).

SLANKIS, V.: Einfluß von Exudaten von Boletus variegatus auf die dichotomische Verzweigung isolierter Kiefernwurzeln. Physiol. Plant. 1, 390 - 400 (1948).

-- Wirkung von ß-Indolylessigsäure auf die dichotomische Verzweigung isolierter Wurzeln von Pinus silvestris. Sv. bot. Tidskr. 43, 603 - 607 (1949).

-- Effect of α-naphthalene-acetic acid on dichotomous branching of isolated roots of Pinus silvestris. Physiol. Plant. 3, 40 - 44 (1950).

-- Über den Einfluß von ß-Indolylessigsäure und anderen Wuchsstoffen auf das Wachstum von Kiefern I. Symb. bot. upsal. 11 (3), 1 - 63 (1951).

-- Mycorrhiza of forest trees. In: First North American Forest Soils Conference 1958. Agr. Exp. Stat. Michigan State Univ. S. 130 - 137 (1959).

SÖDING, H.: Die Wuchsstofflehre. Stuttgart 1952.

STAHL, E.: Der Sinn der Mycorhizenbildung. Jb. wiss. Bot. 34, 539 - 668 (1900).

STUART, N.W.: Nitrogen and carbohydrate metabolism of kidney bean cuttings as affected by treatment with indolacetic acid. Bot. Gaz. 100, 298 - 311 (1938).

THIMANN, K.V.: zitiert in SLANKIS 1959.

THOMAS, E.A.: Über die Biologie der Flechtenbildner. Beitr. z. Kryptogamenflora d. Schweiz 9, Heft 1 (1939).

TRANQUILLINI, W.: Die Stoffproduktion der Zirbe (Pinus cembra L.) an der Waldgrenze während eines Jahres. Planta 54, 107 - 151 (1959).

ULRICH, J.M.: Auxin production by mycorrhizal fungi. Physiol. Plant. 13, 429 - 443 (1960).

WATANABE, K.: Studien über die Koralloide von Cycas revoluta. Bot. Magazine, Tokyo 38 (1924).

WENGER, K.F.: Light and mycorrhiza development. Ecology 36, 518 - 520 (1955).

WERLICH, J. und H. LYR: Über die Mykorrhizaausbildung von Kiefer (Pinus silvestris L.) und Buche (Fagus silvatica L.) auf verschiedenen Standorten. Arch. f. Forstw. 6, 1 - 23 (1957).

WHITE, D.P.: Prairie soil as a medium for tree growth. Ecology 22, 398 - 407 (1941).

WOLF, J.: Kohlenhydratstoffwechsel massiger Speicherorgane; Lagerung; Kältekonservierung. In: RUHLAND, Handb. d. Pflanzenphys. Bd. VI, 881 - 908 (1958).

WORLEY, J.F. und E. HACSKAYLO: The effect of available soil moisture on the mycorrhizal association of virginia pine. For. Sci. 5, 267 - 268 (1959).